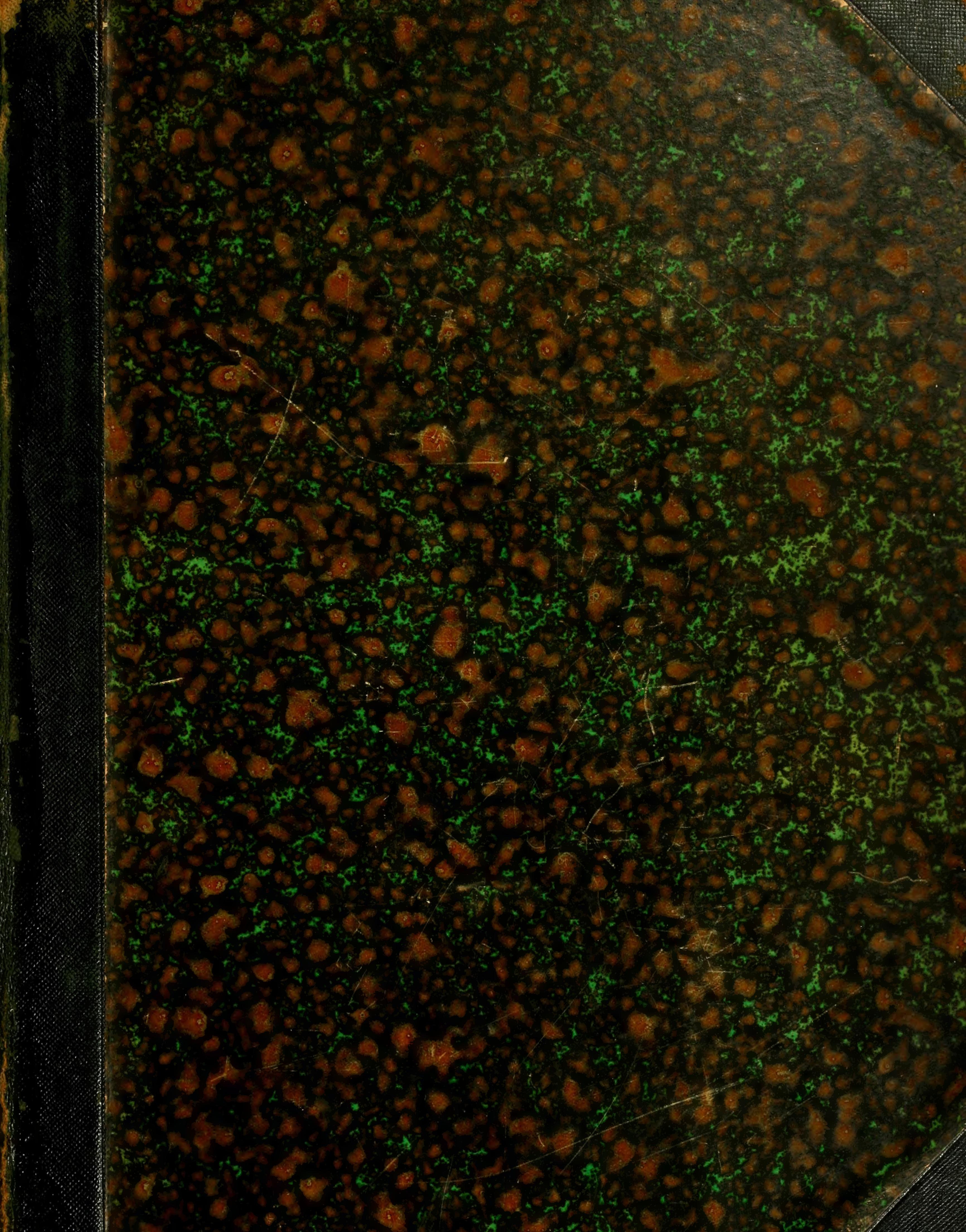


BIBLIOTHECA ZOOLOGICA.



Original-Abhandlungen

aus

dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Rud. Leuckart in Leipzig

und

Dr. Carl Chun in Breslau.

Siebenter Band.

1894—96.

Stuttgart.

Verlag von Erwin Nägele.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Inhalt.

PRINTED IN GERMANY

BIBLIOTHECA ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Rud. Leuckart
in Leipzig.

und

Dr. Carl Chun
in Breslau.

Heft 18.

Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen

über den

Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe

mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie

Von Dr. Wilibald A. Nagel.

Mit 7 zum Teil farbigen Tafeln.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1894.

Vergleichend

physiologische und anatomische Untersuchungen

über den

Geruchs- und Geschmackssinn

und ihre Organe

mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie

von

Dr. rer. nat. et med. Wilibald A. Nagel

Assistent am physiologischen Institut in Tübingen.

Gekrönte Preisschrift.

Mit 7 zum Teil farbigen Tafeln.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1894.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart

Meinen geliebten Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Die der vorliegenden Abhandlung zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden zum Teil im hiesigen zoologischen Institut und in der zoologischen Station zu Neapel ausgeführt. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem hohen königlich württembergischen Ministerium des Kirchen- und Schulwesens meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen für die wirksame Förderung meiner Arbeiten, welche mir durch die zweimalige Überlassung des württembergischen Arbeitstisches in der zoologischen Station in Neapel zu Teil geworden ist.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Eimer, welcher in mir das Interesse für die vergleichende Anatomie und Physiologie geweckt, und mich in das Studium dieser Wissenschaften eingeführt hat, bin ich noch im besonderen für gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes im hiesigen zoologischen Laboratorium, sowie der Hilfsmittel dieses Institutes zu grossem Danke verpflichtet, welchem ich hiemit auch öffentlich Ausdruck geben möchte.

Druckfehlerberichtigung.

Seite	3,	Zeile	19	von	oben	muss es heissen:	Empfindungen	statt	Empfindung.
„	4,	„	8	„	unten	„	unterscheiden	„	entscheiden.
„	11,	„	5	„	oben	„	konnten	„	könnten.
„	11,	„	9	„	„	„	Gemeinschaft von	„	Gemeinschaft der.
„	29,	„	16	„	„	„	Anfänge	„	Anhänge.
„	43,	„	8	„	unten	„	somit	„	sofort.
„	52,	„	9	„	oben	„	Ruhezustande	„	Ruhestande.
„	54,	„	2	„	„	„	Vanillin	„	Vanille.
„	62,	„	13	„	„	„	dass	„	das.
„	72,	„	12	„	unten	„	einander	„	einer.
„	84,	„	7	„	„	„	eigentümlichen platten	„	eigentlichen glatten.
„	86,	„	8	„	„	„	bis	„	wenn.
„	100,	„	8	„	oben	„	von	„	an.
„	115,	„	13	„	„	„	von	„	an.
„	118,	„	5	„	„	„	von	„	an.
„	129,	„	3	„	„	„	ventrales	„	zentrales.
„	145,	„	4	„	unten	„	anders	„	ähnlich.
„	154,	„	5	„	„	„	*Tubifex*	„	*Tulifex.*
„	182,	„	15	„	oben	„	la loro sede sarebbe	„	la loro sarebbe.

I. Die Phylogenese spezifischer Sinnesorgane.

Vorbemerkungen.

In der vorliegenden Abhandlung veröffentliche ich die Ergebnisse der Bearbeitung einer Preisaufgabe, welche von der Tübinger naturwissenschaftlichen Fakultät für das Jahr 1891 gestellt war.[1]) In verschiedenen kleineren Schriften (216—218, 220) habe ich einen Teil meiner Resultate bereits veröffentlicht, so dass ich die entsprechenden Abschnitte hier kürzer fassen konnte. Auch im übrigen ist die Arbeit im letzten Jahre beträchtlich umgestaltet worden.

Ich ging aus von experimentellen und histiologischen Einzeluntersuchungen über die Riech- und Schmeckorgane der verschiedenen Klassen wirbelloser Tiere. Alsbald aber ergaben sich Fragen allgemeinerer Natur:

Zunächst galt es zu prüfen, ob niedere Tiere überhaupt noch Sinneswerkzeuge besitzen, welche auf den Namen Geruchs- und Geschmacksorgane Anspruch machen können, und ob prinzipielle Unterschiede gegen den Sinnesapparat höherer Tiere sich geltend machen. In dieser Seite der Frage fand ich nun bald den Schwerpunkt liegen. Mehr und mehr drängte sich die Überlegung in den Vordergrund, ob spezifische Sinnesorgane für die einzelnen Sinne, von welchen man herkömmlich spricht, bei den niederen Tieren so gut wie bei den höheren existieren, oder ob eine Vereinfachung des Sinnesapparates bei jenen gefunden werden könne. War dies, wie wahrscheinlich, der Fall, so erhob sich die weitere Frage, wie und an welcher Stelle der Tierreihe die Entstehung der spezifischen Sinnesorgane aus einfacheren Gebilden stattfinde. Von vielen Forschern gestreift, hat diese Frage eine eingehende Behandlung doch bis jetzt nicht gefunden. Der Versuch, ihr, mit besonderer Berücksichtigung des chemischen Sinnes, näher zu treten, schien mir darum lohnend und nützlich, nützlich für die zoologische, wie für die physiologische Seite des Gegenstandes.

Die Fragestellung der Preisaufgabe wies auf die im Wasser lebenden Tiere im Besonderen hin. Die vergleichende Anatomie beschreibt Riechorgane auch bei Wassertieren, stellt sich aber damit in einen Gegensatz zu der nächstliegenden und in nichtzoologischen Kreisen wohl allgemein giltigen Anschauung, dass das Riechen an die Luftatmung geknüpft, somit im Wasser wohl unmöglich sei. Diese Frage bildete einen zweiten wichtigen Punkt, der untersucht werden musste, namentlich nachdem jetzt auch wiederholt von zoologischer Seite Zweifel an dem Riechvermögen der Wassertiere laut geworden waren.

[1]) Wortlaut der Preisaufgabe. „Es soll durch physiologische und anatomische Untersuchung festgestellt werden, welche Sinneswerkzeuge besonders von im Wasser lebenden Tieren, dann aber auch von landbewohnenden Wirbellosen dem Riech- und Schmeckvermögen dienen, in welchem Grade diese Vermögen bei den verschiedensten Tieren entwickelt sind, und welchen unter ihnen dieselben etwa auch ohne nachweisbare eigene Organe zukommen. Die Untersuchung soll womöglich eine umfassende sein, aber sie soll in erster Linie sichere Ergebnisse liefern und sie soll deshalb den Weg verfolgen, eine und die andere Art aus je einer Tiergruppe erschöpfend auf die Frage zu prüfen."

Die hier angedeuteten Erörterungen allgemeiner Natur stelle ich dem speziellen Teile meiner Arbeit voran, obgleich sie das Endresultat der in jenem besprochenen Einzeluntersuchungen sind. Auf diese Art werden Wiederholungen thunlichst vermieden.

„Die Deutung der Sinnesorgane niederer Tiere gehört ohne Zweifel zu den schwierigsten Objekten der vergleichenden Physiologie und ist der grössten Unsicherheit unterworfen. Wir sind gewohnt, die von den Wirbeltieren gewonnenen Anschauungen ohne weiteres auch auf die wirbellosen Tiere der verschiedenen Kreise zu übertragen und bei diesen analoge Sinnesempfindungen anzunehmen, als wir selbst besitzen. Und doch ist es viel wahrscheinlicher, dass hier wesentlich andere Sinnesempfindungen zu stande kommen, von deren eigentlicher Qualität wir uns keine bestimmte Vorstellung machen können; wie es z. B. sehr wahrscheinlich ist, dass die Empfindung der Licht- und Schallwellen, für welche bei den höheren Tieren verschiedene Organe differenziert sind, bei den niederen an ein und dasselbe Sinnesorgan, natürlich in unvollkommener Ausbildung, gebunden vorkommen." Ernst Häckel. Die Familie der Rüsselquallen *(Medusae Geryonidae)* pg. 118.

Keine Worte wüsste ich, die mir geeigneter schienen, einer Untersuchung über die Sinne niederer Tiere vorangestellt zu werden, als die soeben citierten Sätze, einer klassischen Abhandlung eines der geistvollsten Naturforscher entnommen. Der für mich bei Abfassung vorliegender Schrift leitende Gedanke ist in diesen Sätzen ausgesprochen, der Gedanke, dass der Sinnesapparat niederer Tiere weit einfacher gebildet sein müsse als der des Menschen und seiner nächsten Verwandten, und dass die Vereinfachung sich vorzugsweise in der Art äussert, dass die Funktionen mehrerer Sinne[1]) an ein und dasselbe Organ geknüpft sind. Diese Anschauung, welche für die ganze Behandlung der Sinnesphysiologie niederer Organismen grundlegend ist, kann jedoch nicht als die allgemein herrschende bezeichnet werden. Wenngleich sie nie offen bestritten oder gar widerlegt ist, wird doch in Wirklichkeit fort und fort gegen sie verstossen, indem zahlreiche Zoologen die bei wirbellosen Tieren gefundenen Sinnesorgane mit mehr oder weniger Mühe in den Rahmen der menschlichen Sinne einzuzwängen suchen. Das Endziel ist: die Organe der „fünf Sinne" bei allen Tieren nachzuweisen.

Mir scheint die von Häckel und verschiedenen anderen Forschern vertretene weiterblickende Auffassung günstigere Bedingungen für die Ausbildung einer vergleichenden Physiologie der Sinne zu bieten, und zu ihr denke ich in vorliegender Arbeit einen Beitrag liefern zu können.

Die Schwierigkeiten, welche die Erörterung sinnesphysiologischer Fragen bei niederen Tieren bietet, beginnen schon damit, dass es recht schwer ist, zu bestimmen, ob man bei den niedersten Vertretern des Tierreiches oder gar dessen Übergangsformen zum Pflanzenreiche überhaupt berechtigt ist, von Sinnesthätigkeiten und Sinnen zu sprechen. Es leuchtet ja ohne weiteres ein, dass die Art, wie Sinnesthätigkeiten sich bei einem niederen Tiere oder Protisten abspielen, und ebenso die Art der hier zu stande kommenden Sinnesempfindungen wesentlich von den entsprechenden Vorgängen bei Menschen abweichen wird. Und doch ist die menschliche Sinnesphysiologie immer der einzige Ausgangspunkt, von dem aus wir die vergleichende Sinnesphysiologie in Angriff nehmen können. Man

---

[1]) Dem von Häckel an genanntem Orte gewählten Beispiel kann ich nicht ganz zustimmen, da eine Sinnesthätigkeit, die man „hören" nennen kann, erst ziemlich spät im Tierreiche auftritt und dann wohl höchst selten an Organe geknüpft ist, welche zur Lichtempfindung befähigt sind. Doch ist dieser Punkt hier nicht wesentlich. Die Hauptsache bleibt, dass zwei oder mehrere derjenigen Sinne, welche wir beim Menschen unterscheiden, bei niederen Tieren ein gemeinsames Organ haben können. Dies betont Häckel, und dies ist auch die mich im folgenden beschäftigende Frage.

kann auf die Sinnesempfindung niederer Wesen nur von der eigenen Empfindung aus überhaupt Schlüsse ziehen. Wenn dieser Weg wohl zuweilen als der verkehrte bezeichnet worden ist, weil er die Anwendung der hochkomplizierten menschlichen Verhältnisse auf die niedersten Wesen mit sich bringt, so ist dieser Einwand nicht begründet, solange nur jene Anwendung mit Vorsicht geschieht, in bewusster Würdigung des Schrittes, den man damit thut. Die Meinung, man könne auch umgekehrt verfahren, bei den niedersten Organismen mit der Analyse der psychischen Akte beginnen, und zu den höheren aufsteigen, beruht auf Selbsttäuschung. Denn stets ist unsere eigene Psyche der einzige Ausgangspunkt für Beurteilung psychischer Akte überhaupt. Wer über die psychischen Prozesse niederster Wesen zu urteilen versucht, legt stets etwas von seinem eigenen Seelenleben in jene hinein, der eine bewusst, der andere unbewusst.

Auf die Frage, ob niederste Tiere, speziell auch die einzelligen Wesen, und überhaupt jede Zelle Bewusstsein, Willen, Empfindungsvermögen besitzen, kann ich hier nicht näher eingehen, verweise vielmehr in dieser Beziehung auf die Werke von Wundt,[1]) welcher Forscher diese Fragen mit unübertrefflicher Klarheit erörtert hat. Gleich Wundt halte ich die Annahme für unumgänglich, „dass die Fähigkeit zu psychischen Lebensäusserungen allgemein vorgebildet sei in der contractilen Substanz,“ und somit „dass die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen wie die Anfänge des Lebens überhaupt.“

Wenn ich als Voraussetzung für alle folgenden Erörterungen annehme, dass psychische Prozesse, speziell Empfindung bei niedersten Tieren im Keime schon existieren, so brauche ich wohl kaum hinzuzufügen, dass diese Prozesse jedenfalls unendlich verschieden von den Vorgängen in der menschlichen Psyche sind, und namentlich unendlich viel einfacher sind. Dieser Umstand nun bewirkt es, dass man sich nicht gern entschliessen mag, die niederen psychischen Prozesse der niederen Tiere mit dem gleichen Namen zu benennen, den wir in der menschlichen Psychologie anwenden, also bei einzelligen Wesen von „Empfindung“ zu sprechen. Verwendet man aus Mangel eines besseren diesen Ausdruck trotzdem, so muss man sich stets dessen klar sein, dass mit der Aussage: „Das Wesen empfindet den Reiz,“ nicht mehr gesagt sein soll, als dass mit dem physiologischen Erregungsvorgang, der infolge des Reizes eintritt, gleichzeitig ein psychischer Parallelvorgang abläuft.[2])

Hat man einmal den Schritt gethan, von Empfindung der Zelle zu sprechen, so ist es eine unumgängliche Consequenz, auch Sinne bei diesen einfachsten Organismen anzunehmen. Die Sensibilität, die Fähigkeit zu empfinden, kann auch definiert werden als die Fähigkeit, Sinnesthätigkeit[3]) ausüben zu können. Erfahrungsgemäss haben nun schon die niedersten Tiere und Protisten nicht einen, sondern mehrere Sinne: Sie empfinden mechanische, thermische, chemische Einflüsse, viele auch den Einfluss des Lichtes. Damit soll nicht gesagt sein, dass nun immer jedem dieser Einflüsse eine besondere Art psychischen Vorganges, eine besondere Empfindung, entsprechen müsse. Im Gegenteil,

[1]) Wundt, W., Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Auflage 1893 S. 25.

[2]) Ich setze hiebei folgende Definition von Reizbarkeit (Irritabilität und Sensibilität voraus. Die Irritabilität besteht darin, dass gewisse auf ein Wesen einwirkende Kräfte in demselben Vorgänge physiologischer Art auslösen können, ohne dabei die Integrität des Körpers des Wesens zu stören, indem durch bestimmte weitere (physiologische) Vorgänge der frühere Zustand alsbald wieder hergestellt werden kann.

Von Sensibilität im Gegensatz zu Irritabilität wird man dann sprechen, wenn man annimmt, dass den durch den Reiz ausgelösten somatischen Erregungsvorgängen psychische Parallelvorgänge, wenn auch niederster Stufe, entsprechen.

[3]) Sinnesthätigkeit ganz im allgemeinen definiere ich als das rasche Eintreten erster primitiver Veränderungen im psychischen Zustande eines Wesens (Empfindung) unter dem Einflusse einer auf den Körper des Wesens einwirkenden Kraft.

dass die Sinnesempfindungen niederer Tiere weniger scharf von einander geschieden sind, als diejenigen der menschlichen Sinne, ist sehr wahrscheinlich, da ja die menschlichen Sinnesempfindungen, gleichwie die Sinnesorgane, die Endglieder einer langen Entwicklungsreihe von den untersten Stufen des Tierreiches herauf darstellen.

In der Physiologie der menschlichen Sinne liegt ein Bedürfnis nach einer scharfen Definition und Abgrenzung der einzelnen Sinne nicht vor, diese erscheinen vielmehr als etwas gleichsam von selbst gegebenes: wir glauben mit Bestimmtheit erkennen zu können, ob eine Wahrnehmung im einzelnen Falle durch diesen oder jenen Sinn gemacht wurde.[1]) Von diesem Gesichtspunkte aus wird man zuweilen geradezu „Sinn" mit „Empfindungsqualität" identifizieren hören. Diess scheint mir nun schon an sich nicht zutreffend: Die Zahl der Empfindungsqualitäten ist weit grösser, als die der vom Sprachgebrauch unterschiedenen Sinne. Der Sprachgebrauch fasst also immer je eine Gruppe von Qualitäten zu einem Sinne zusammen. Aber auch abgesehen davon, wie soll man, wenn die einzelnen Sinne nach der ihnen eigenen Empfindungsqualität definiert werden, dieses Prinzip auch in der vergleichenden Sinnesphysiologie durchführen? Da wir von den Empfindungen eines fremden Wesens uns keine Rechenschaft geben können, fehlte uns dann jegliches Mittel, zu bestimmen, durch welchen Sinn ein Tier eine bestimmte Wahrnehmung gemacht hat. Thatsächlich sagt man ja auch nicht erst dann, ein Tier habe gehört, wenn es diejenige Empfindung gehabt hat, welche wir Schallempfindung nennen, sondern wenn es einen Schall wahrgenommen hat. Riechen nennen wir es, wenn ein Tier einen flüchtigen Stoff vermöge dessen chemischen Eigenschaften wahrgenommen hat. Abgesehen von einigen notwendig werdenden Einschränkungen, auf welche ich alsbald zurückkomme, definiert man also in der vergleichenden Physiologie die Sinne nicht nach der Empfindungsqualität, sondern nach der Ursache der Empfindung, nach der Reizform.

Für den Menschen macht es einen grossen Unterschied in der zu stande kommenden Sinnesempfindung, ob nur die von einer Stimmgabel ausgehenden Schallwellen sein Ohr treffen, oder ob das schwirrende Instrument direkt die Haut berührt. Die beiden Empfindungen sind durchaus unvergleichbar. Ebenso aber könnten Schallschwingungen bei Tieren sowohl spezifische Hör- wie Tastorgane erregen; die Frage ist nun: dürften wir auch im letzteren Falle von Hören sprechen? — Welcher Art die zu stande kommende Sinnesempfindung ist, bleibt uns gänzlich verborgen, nach diesem Gesichtspunkte ist es also nicht möglich, die Frage zu entscheiden. Ganz ebenso treten aber Schwierigkeiten auf, wenn wir die Grenzgebiete anderer Sinne betrachten und sie bei Tieren aufsuchen. Diese Schwierigkeiten nun scheint mir die Definition der tierischen Sinne nach der Reizform am besten zu umgehen. Ich meine also: was uns zum Zwecke vergleichend physiologischer Untersuchung einzig dazu dienen kann, die Sinne zu entscheiden, das ist nach der oben gegebenen Definition von Sinnesthätigkeit im allgemeinen, nicht die Verschiedenheit der den einzelnen Sinnen entsprechenden Veränderungen im psychischen Zustande, sondern die Verschiedenheit der Kräfte, welche die Änderung des Zustandes bedingten.

Nun sind aber, wie schon erwähnt, Einschränkungen, oder besser Vorsichtsmassregeln bei der Grenzbestimmung der Sinne notwendig: Wir nennen es z. B. nicht Riechen, wenn Ammoniakdämpfe unsere Conjunctiva reizen, oder, wenn ein freipräparierter Froschnerv, in concentrierte Salzlösung

[1]) Dass dies in Wirklichkeit anders ist, wir uns also nicht selten über die Erregungen unserer Sinne täuschen, davon werde ich noch weiter unten zu reden haben.

gelegt, erregt wird, sprechen wir nicht von Schmeckthätigkeit. Alle derartigen Fälle beruhen auf experimentell-physiologischer Nervenreizung, die bezeichnender Weise in ganz abnormen, eigentlich experimentell-pathologischen Zuständen ihren Ursprung hat. In keinem Teile der Physiologie ist es aber so sehr, wie in der Sinnesphysiologie, notwendig, in erster Linie die normalen Lebensbedingungen vorauszusetzen und die unter normalen Verhältnissen (wie sie das freilebende Tier findet) sich abspielenden Prozesse zu erforschen. Dem unter normalen Bedingungen lebenden Tiere geschieht es nicht, dass sein Tastnerv chemisch, sein Geschmacksnerv mechanisch erregt wird. Ausnahmen sind nur scheinbar vorhanden: der Biss einer Giftschlange, der Stich einer Wespe gibt wohl Anlass zu chemischer Reizung der Hautnerven, aber das ist experimentelle Pathologie, einmal von einem Experimentator aus dem Tierreiche ausgeführt. Nichts anderes ist es, wenn ein Raubvogel seinem Opfer die Augen aushackt, wobei dasselbe wohl Lichtblitze sehen mag. — Es wäre unbillig zu verlangen, dass eine Definition und Benennung der Sinne auch solche Verhältnisse mit einbegreifen sollte. Das eine aber lehren uns Überlegungen von der Art der vorstehenden, dass bei Experimenten über die Sinne der Tiere stets zu berücksichtigen ist, ob nicht vielleicht durch das Experiment abnorme, pathologische Bedingungen geschaffen worden sind. Wir kommen mit anderen Worten darauf hinaus, zu fragen, ob, wenn es gelingt festzustellen, dass ein Sinnesorgan für einen bestimmten Reiz empfänglich ist, die Perception gerade dieser Reizart der Zweck oder die Bestimmung jenes Organes ist. Diese teleologische Fragestellung deckt sich in diesem Falle vollständig mit der Überlegung, ob die im Einzelfalle erzielte Reizung auf normalen oder abnormen, natürlichen oder nur experimentell erzeugten Bedingungen beruhte. Wie die Entscheidung hierüber zu treffen sei, darüber lässt sich allgemeines nicht sagen, da für einen jeden Sinn die entsprechenden Massregeln zum Ausschluss abnormer Erregung wieder andere sind.

Die Unterscheidung der Sinne nach der Reizform ergibt so viel Sinne, als es Kräfte gibt, welche normalerweise als Erregungsmittel für das Tier auftreten. Man wird auch zweckmässigerweise danach die Bezeichnungen einrichten und in der Hauptsache von einem mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn[1]) sprechen. Unter diese Bezeichnungen lassen sich sämtliche uns bekannten Sinnesäusserungen im Tierreiche unterbringen.[2]) In manchen Fällen wird es am Platze sein, Unterabteilungen zu machen, so z. B. bei Landtieren den chemischen Sinn in Geruch und Geschmack, den mechanischen Sinn in Tast-, Gehörs- und Gleichgewichtssinn zu zerspalten. Besonders bei niederen Tieren werden aber diese spezielleren Unterscheidungen oft versagen und jene beim menschlichen Organismus mit Recht unterschiedenen Sinne sieht man um so mehr ineinander fliessen und ununterscheidbar werden, je niederer ein Tier in der Entwicklungsreihe steht. Ich benütze daher oft jene, weitere Begriffe umfassenden Namen (mechanischer, chemischer, thermischer und Lichtsinn), um damit anzudeuten, dass eine spezielle Unterscheidung entweder überhaupt nicht oder nur jetzt noch nicht möglich sei.

---

[1]) Ich sage absichtlich Lichtsinn und nicht Gesichtssinn, denn zum Sehen, d. h. zum Wahrnehmen der Form von Gegenständen, und deren Lokalisation gehört eine Menge teils bewusster, teils unbewusster Urteile. Der sogenannnte Gesichtssinn ist also eine weit höhere psychische Fähigkeit als jene einfachen, von mir hier angenommenen Sinne, welche man zweckmässig als „Primitivsinne“ bezeichnen könnte.

In ähnlicher Weise fallen die Begriffe: Raumsinn, Zeitsinn, Kraftsinn, Zeitsinn, Orientierungssinn, Gleichgewichtssinn, Geschlechtssinn (Häckel) aus dem Rahmen einfacher, primitiver Sinnesthätigkeit heraus, sie sind „abgeleitete Sinne.“ Näheres über diese Frage s. u. A. in meiner früheren Abhandlung (216) pg. 62 f.

[2]) Elektricität kann ebenfalls als Reiz wirken. Gleichwohl ist es kaum zweckmässig, von einem elektrischen Sinne zu sprechen, da es in der freien Natur nicht vorzukommen scheint, dass die Nervenendorgane elektrisch erregt werden. Was wir als Äusserungen eines elektrischen Sinnes beobachten, ist bis jetzt ausschliesslich ein Kunstprodukt des physiologischen Laboratoriums. Doch könnte sich das einmal ändern.

Ausgehend von der Überzeugung, dass die Sinnesorgane in den niedersten Stufen des Tierreiches eine Vereinfachung gegenüber dem Zustande des Sinnesapparates bei höheren Tieren zeigen müssen, und zwar speziell in der Richtung, dass die Spezialisierung für bestimmte Funktionen noch weniger fortgeschritten sein werde, habe ich schon früher (216) den Begriff des „Wechselsinnesorganes" demjenigen des „spezifischen Sinnesorganes" entgegenstellt. Im folgenden gedenke ich die Beziehungen dieser beiden Typen von Sinnesorganen zu einander zu erörtern. Ich bespreche zunächst eine besondere Form des Wechselsinnesorganes, das Universalsinnesorgan. Wechselsinnesorgane im allgemeinen habe ich definiert als Organe, die mehreren Sinnen gleichzeitig oder wechselsweise dienen können. Der primitivste Zustand ist der, dass überhaupt nur einerlei Art von Sinnesorganen vorhanden ist, welche sämtliche dem Tiere möglichen Sinnesfunktionen verrichtet. Dies eben ist das Universalsinnesorgan.

Ob man diese meine Bezeichnungen und diese Begriffe acceptiert, wird in der Hauptsache davon abhängen, ob man der oben angegebenen Unterscheidung der Sinne sich anschliesst. Abweichungen von derselben würden sich im weiteren Verlaufe meiner Abhandlung nur in der Weise geltend machen, dass man die Sinne und Sinnesorgane anders benennen würde, als ich es thun zu müssen glaube; sachliche Differenzen werden dadurch nicht bedingt sein: die Thatsache, dass die Spezialisierung und Differenzierung der Sinnesorgane sich in der Tierreihe erst allmählich herausbildet, dürfte über allem Zweifel stehen.

Das Universalsinnesorgan.

Als Universalsinnesorgan bezeichne ich diejenigen Apparate eines lebenden Wesens, vermittelst deren von dem Wesen sämtliche Gattungen von Reizen wahrgenommen werden, welche für dasselbe überhaupt wahrnehmbar sind, oder mit anderen Worten: Apparate, die sämtlichen Sinnen, welche ein Wesen besitzt, als Organ dienen. Es giebt Wesen, welche verschiedene Sinne besitzen, gleichwohl aber nur mit einerlei Sinnesorganen ausgestattet sind.

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich erwähnt, dass wir die ersten Anfänge desjenigen psychischen Parallelvorganges bei Eintritt einer physiologischen Erregung eines Wesens, welchen man Empfindung nennt, schon in der Einzelzelle annehmen müssen. Empfindung wird stets nur durch Einwirkung einer Kraft auf das lebende Wesen hervorgerufen (Reiz). Der Thatsache, dass verschiedenerlei Kräfte (Reize) Empfindungen auslösen können, trugen wir damit Rechnung, dass wir demselben verschiedene Sinne zuschrieben.

Die Sinnesthätigkeit ist stets an ein Sinnesorgan gebunden. Indem ich nun den Begriff des Universalsinnesorganes aufstelle, behaupte ich, dass mehrerlei Kräfte in einem einzigen Sinnesorgane, oder in einer einzigen Gattung von Sinnesorganen Empfindung hervorrufen können. Ich glaube damit nur einer fast allgemein anerkannten Anschauung Ausdruck zu geben, denn wer den Protisten oder einzelligen Wesen die Fähigkeit des Empfindens und damit der Sinnesthätigkeit zuschreibt, muss wohl auch immer annehmen, dass das Organ der Sinnesthätigkeit bei diesen Wesen ein Universalsinnesorgan ist. Dass zahlreiche Protisten auf mehrerlei Einflüsse der Aussenwelt (Licht, thermische, mechanische, chemische Kräfte) in normaler physiologischer Weise reagieren, ist bekannt [1]),

[1] Die zahlreichen Arbeiten, welche die Existenz dieser verschiedenen Zellensinne beweisen, sind neuerdings von O. Hertwig (134) so vollständig zusammengestellt, dass ich an Stelle der Wiederholung des dort gesagten auf jenes vorzügliche Werk verweisen kann.

und trotzdem wird es niemand einfallen, den einen Teil etwa einer Amöbenzelle als Aufnahmestelle für chemische, einen andern für mechanische Reize zu betrachten. Der ganze Zellleib, oder genauer genommen, dessen ganze Oberfläche, ist Aufnahmestelle beider, überhaupt aller wirksamen Reizarten, ist somit ein Universalsinnesorgan. Wer der Unterscheidung der Sinne, wie ich sie oben darlegte, zustimmt, wird auch, zum mindesten bei Protisten, die Existenz von Universalsinnesorganen annehmen müssen. Den gleichen Zustand des Sinnesapparates haben wir bei denjenigen Tieren zu erwarten, welche zwar mehrzellig sind, aber noch keine weitergehende Differenziation der Gewebe zu Nerven und zu solchen Organen zeigen, die ausschliesslich oder vorzugsweise der Sinnesthätigkeit dienen. Ja selbst bei Tieren, welche Nerven und Sinneszellen besitzen, nehme ich noch das Vorkommen von Universalsinnesorganen als möglich an: bei gewissen niedrig organisierten Tieren dieser Art sind die Sinneszellen noch geeignet, sämtliche Gattungen von Sinnesreizen, welche bei den Tieren überhaupt als wirksam sich erweisen, zur Wahrnehmung zu bringen. Diese Zellen haben sich dann insofern spezialisiert, als sie von den ursprünglichen Eigenschaften der Zelle nur eine, die der Sensibilität, wohl entwickelt, die anderen dagegen mehr oder weniger eingebüsst haben. Universal ist ihre Thätigkeit aber darum, weil sie sich nicht auf eine besondere Gattung von Sinnesreizen spezialisiert haben, wie es bei den spezifischen Sinnesorganen der Fall ist, sondern noch einfach die Sinnesorgane κατ' ἐξοχὴν darstellen, welche für alle Reizarten empfindlich sind.

Diese Eigenschaft dachte ich zu fixieren, indem ich für Organe solcher Beschaffenheit einen Namen wählte, der den Gegensatz zum hochgradig spezialisierten „spezifischen“ Sinnesorgane ausdrückt[1]). Durch die Namengebung wird der Begriff, den ich, wie gesagt, als im Prinzip längst anerkannt betrachte, schärfer präzisiert, als wenn man ihn immer erst umschreiben muss, sobald von der Sinnesthätigkeit niederster Tiere die Rede ist.

Wie ist es nun möglich und wie ist es zu verstehen, dass ein einfach gebautes, vollends ein einzelliges Tier mehrerlei Sinne besitzen kann? Zunächst muss ich im Anschluss an das in den Vorbemerkungen Gesagte betonen, dass mit dem Besitze mehrerer Sinne, d. h. der Fähigkeit die Einwirkung von mehrerlei Kräften empfinden zu können, nicht notwendig die Fähigkeit verbunden ist, die Einwirkung dieser verschiedenen Kräfte nun auch immer in verschiedener Weise zu empfinden. Ein Tier, das durch Licht, Wärme, Druck und Geschmack zu Empfindungen veranlasst wird, kann vielleicht nur zu zweierlei Arten von Empfindung befähigt sein, so dass je zwei dieser einwirkenden Kräfte die gleiche Empfindung hervorrufen würden. Dass eine gewisse, wahrscheinlich hochgradige Vereinfachung der Sinnesempfindungen bei niedersten Tieren vorliege, ist ja fast selbstverständlich.

Auf der andern Seite muss aber hervorgehoben werden, dass selbst das einfachste Tier, ja selbst die einzelne Zelle, sehr wohl die Eigenschaften in sich vereinigen kann, welche sie zu verschiedenerlei Sinnesempfindungen befähigen: Um durch chemische Reize erregt werden zu können, muss die Zelle einen Stoff enthalten, der durch bestimmte chemische Kräfte zersetzt oder sonstwie chemisch verändert wird. Diesem Veränderungsvorgang kann ein psychischer Parallelvorgang entsprechen: ist

---

[1]) „Generalsinnesorgan“ wäre gleichbedeutend, doch kaum besser. Die Bezeichnung „Universalsinnesorgan“ ist gewissermassen von E. Haeckel entlehnt, und zwar einem Satze seiner populären Schrift über „Ursprung und Entwickelung der Sinneswerkzeuge“: (pg. 26) „ebenso müssen wir die verschiedenen Sinneswerkzeuge, die ja eigentlich nichts anderes als zusammengesetzte Nerven-Endausbreitungen sind, als lokale Sonderungen oder Differenzierungen eines universalen Sinnesorganes, der äusseren Haut betrachten.“

dies der Fall, so hat die Zelle einen chemischen Sinn. Werden durch verschiedene chemische Reize in der nämlichen Zelle ungleiche chemische Umsetzungen angeregt, so ist damit schon die Möglichkeit der Unterscheidung der Reize gegeben.[1])

Ebendieselbe Zelle, welche infolge der ihr eigenen chemischen Struktur zur Reaktion auf chemische Reize befähigt ist, kann gleichzeitig die Befähigung zu weiteren Sinnesthätigkeiten haben: Sie kann Eigenschaften besitzen, infolge deren sie Lichtstrahlen überhaupt, oder bestimmte Arten von Lichtstrahlen absorbiert (etwa durch Pigment), wodurch diese wiederum in der Zelle Prozesse z. B. chemischer oder elektrischer Natur auslösen können.

Endlich kann die gleiche Zelle auch noch zu Empfindlichkeit für Temperaturunterschiede befähigt sein: Ist die Eigentemperatur der Zelle gleich der um sie herum herrschenden Aussentemperatur, so wird die letztere nicht als Reiz auf die Zelle wirken können. Aendert sich die Aussentemperatur, so wird die jetzt zwischen der Zelle und ihrer Umgebung herrschende Temperaturdifferenz leicht den Anlass zu physikalischen Vorgängen in der Zelle geben können. Sind die Vorgänge derart, dass sich mit ihnen psychische Parallelvorgänge verbinden, so hat die Zelle Temperatursinn.

In ähnlicher Weise kann man es sich zurecht legen, dass mechanische Einwirkungen auf die Zelle in derselben Empfindungsakte auslösen.

Versucht man sich eine Vorstellung davon zu bilden, wodurch ein hochstehendes, kompliziertes Sinnesorgan, wie es diejenigen des Menschen sind, seine spezifische Empfänglichkeit für eine bestimmte Reizgattung erhält, so kommt man auf die gleichen Eigenschaften hinaus, wie ich sie hier eben anführte: Das Geschmacksorgan muss in seinen Sinneszellen chemische Substanzen enthalten, welche durch die schmeckbaren Stoffe besonders leicht in bestimmter Weise zersetzt oder umgesetzt werden. Das Temperatursinnesorgan muss eine höhere Eigentemperatur als seine Umgebung haben, wenn es Kälte empfinden soll, u. s. f. Alle diese Eigenschaften können aber, wie gesagt, in mässig vollkommener Ausbildung schon in jeder einzelnen Zelle vereinigt sein, und es kann diese daher sehr wohl die Fähigkeiten besitzen, welche sie gleichzeitig zum Organe mehrerer Sinne macht. Die durch die verschiedenen Reizarten hervorgerufenen intracellularen Vorgänge brauchen nicht alle von einander verschieden zu sein: z. B. ist es sehr leicht möglich, dass das Licht nicht als solches wirkt, sondern indem es chemische Umsetzungen im Zellkörper bewirkt, welche erst empfunden werden.

Im hochkomplizierten Körper eines Wirbeltieres kommt es oft vor, dass ein von aussen einwirkender Reiz eine Veränderung materieller Art in einem Teile des Körpers bewirkt, ohne dass das Tier als Gesamtheit etwas davon empfindet. Beim einzelligen Wesen wird dies nicht anzunehmen sein: Die psychischen Vorgänge, welche sich bei Erregung seines Zellkörpers abspielen, werden relativ sehr einfacher Natur sein, sie werden aber um so sicherer jedesmal eintreten, wenn der Reiz überhaupt eine Reaktion auslöst. Psychische Reaktion und somatische Reaktion werden also hier untrennbar zusammenhängen. Ein ähnlicher Gedanke ist es, den Wundt[2]) mit den Worten ausspricht (p. 289): „wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äusseren Reize, welche die Bewegungen des Protoplasmas anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen“.

---

[1]) Die Unterscheidungsfähigkeit der Zelle für Reizqualitäten ist jedenfalls eine minimale, wenn auch zweifellos vorhanden. Sie äussert sich fast nur in der Unterscheidung von zwei Reizklassen, die man als anziehende und abstossende bezeichnen kann; erstere werden fast zwangsmässig aufgesucht und verfolgt, letztere ebenso sicher geflohen. Doch ist bezeichnender Weise die Reaktion keineswegs so absolut zwangsmässig und sicher, wie wenn auf einen toten Gegenstand eine Kraft nach strengen und einfachen physikalischen Gesetzen wirkt.

[2]) Wundt, W. Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Auflage 1893.

Empfindungsreize und Bewegungsreize werden wir bei diesen niederen Geschöpfen gar nicht trennen können. Die Empfindlichkeit gegen die verschiedenen Reizgattungen als die Sinne zu bezeichnen, muss daher auf den ersten Blick gewagt erscheinen. Dass man aber nicht umhin kann, diese Bezeichnungsweise selbst auf die einfachsten Geschöpfe anzuwenden, glaube ich oben gezeigt zu haben. Die Sinne, welche das einzellige Wesen besitzt, sind höchst primitiver Natur, aber es sind Sinne.

Das „einzellige Wesen“ möchte ich im weitesten Sinne fassen. Zweifellos gehören hieher die sämtlichen Protozoen, von der einfachsten Amöbe bis zum höchsten ciliaten Infusorium. Wie sich aber die Grenze zwischen Tier und Pflanze im Protistenreiche verwischt, ja genau genommen gänzlich fehlt, so auch in Beziehung auf Sinnesäusserung und auf Reizbarkeit. Vornehmlich sind es die niedersten Pilze, die Bakterien, die gerade das hauptsächlichste Kontingent zu denjenigen einzelligen Wesen stellen, an welchen Sinnesäusserungen eklatant nachzuweisen sind. Ich brauche nur an die bekannten Untersuchungen von Pfeffer (235, 236) zu erinnern, welcher fand, dass Bakterien die Gegenwart von Fleisch und Fleischextrakt in kleinsten Mengen bemerken und aufsuchen, oder, vorsichtiger ausgedrückt, dass sie durch diese Stoffe in kleinsten Mengen angezogen werden. Die gleichfalls nachgewiesene Anziehungskraft des Sauerstoffs auf Bakterien fällt nicht minder unter die Sinnesäusserungen dieser niederen Pflanzen, und zwar wie die ersterwähnten unter die Aeusserungen des chemischen Sinnes.

Viel zitiert und bekannt sind ferner die Beobachtungen Stahl's (302) über Hydrotropismus und Chemotropismus bei dem schon ein wenig höher stehenden Schleimpilz *Aethalium septicum*, dessen eine Riesenamöbe darstellendes Plasmodium dem „Geschmack“ seines Nährstoffes, der Gerberlohe, nachzugehen weiss, die Richtung zufliessenden Wassers erkennt, das sauerstoffhaltige Wasser von sauerstofffreiem zu unterscheiden vermag und so fort.

Von besonderem Interesse ist es, dass gewisse Entwicklungsformen höherer Pflanzen und Tiere sich den Protozoen so absolut gleich in ihren Lebensäusserungen verhalten, dass eine Scheidung beider in sinnesphysiologischer Beziehung schlechterdings nicht möglich ist. Ich denke hier an die Schwärmsporen. Gerade an pflanzlichen Schwärmzellen besitzen wir wieder ausgezeichnete Untersuchungen von Pfeffer, welcher die Spermafäden des Farn mit Apfelsäure, diejenigen der Laubmoose mittelst Zuckerlösungen anlocken konnte. Andere Zellen reagierten in charakteristischer Weise auf Asparagin u. s. w. Es liegt nahe, hierbei auch an die Spermatozoen der Tiere zu denken, und thatsächlich sind diese Zellen parasitisch lebenden Protisten äusserst ähnlich. Sinnesäusserungen fehlen ihnen sicherlich nicht, und wir werden nicht fehl gehen, wenn wir annehmen, dass ihnen, wie den Pflanzenspermafäden nach Pfeffer's Untersuchungen, eine Art Schmeckvermögen es anzeigt, wenn sie am Zielpunkt ihrer Bewegung, dem Ei, angekommen sind. [1])

Konnten wir in den Samenzellen der Pflanzen und Tiere Abbilder der flagellaten Protozoen finden, so ahmen andererseits die Leukocyten des Blutes, die Lymphzellen und die Wanderzellen im Wirbeltierkörper eine andere Ordnung der Protozoen nach, die Amöben. Sogar verschiedene Arten dieser Amöben lassen sich aufstellen, wenn wir die kleinen Lymphocyten neben die grossen mononucleären und die polynucleären Leukocyten oder Splenocyten stellen. Dass diese Aehnlichkeit gewisser weisser Blutzellen und Amöben nicht nur in der Form besteht, ist allbekannt; auch ihre Physiologie zeigt Vergleichspunkte. Die Blutzellen sind wie freilebende Amöben zu selbstständiger

[1]) Auch die Eizellen mancher Tiere (Spongien) sind amoeboid und lokomotionsfähig.

Lokomotion befähigt, sie haben die Eigenschaft „amöboider" Bewegung, sie reagieren endlich prompt auf Reiz. Die sofortige Anhäufung der Leukocyten an einer verletzten oder sonstwie alterierten Blutgefässwand, ihr Zusammenströmen um einen in den Körper eingedrungenen irgendwie reizenden Gegenstand legen hiefür klares Zeugnis ab. Auch die leicht zu machende Beobachtung, dass die Leukocyten kleine, ins Blut gelangende Partikelchen in sich aufnehmen, „auffressen", gehört hieher. Denn selbstverständlich ist dies nicht ein zufälliges Eindringen der Partikelchen in den Zellleib, sondern es liegt hier eine aktive Aufnahme von fester Substanz vor. Damit ist aber auch schon die Fähigkeit der amöboiden Leukocyten erwiesen, die Berührung mit festen Bestandteilen wahrzunehmen, ja vielleicht sogar gewisse Eigenschaften derselben zu unterscheiden (da im allgemeinen nur leblose Gegenstände von den Leukocyten gefressen werden). Die Leukocyten haben also Sinnesvermögen in ausgeprägtestem Maasse.[1])

Wir sind hiermit noch lange nicht am Ende mit den Elementen des Menschen- und Tier-Körpers, welchen Sinnesvermögen und Universalsinnesorgane zuzusprechen wären. Genau genommen gilt dies von jeder lebenden Zelle überhaupt, nur in sehr ungleichem Maasse. Für die einzelne Zelle des menschlichen Körpers ist eben dieser Körper eine Art eigener abgeschlossener Welt, in welcher sich ihr Leben abspielt und in der die einzelnen Zellen sich an die Bedingungen ihres Daseins angepasst haben, wie im grossen die ganzen Tiere an ihre Lebensverhältnisse. Die Zelle, welche im Knorpel von massenhafter Intercellularsubstanz umlagert, jeder Ortsbewegung und jedem Verkehr mit anderen Zellen entzogen ist, übt ihre, in der Anlage vorhandenen Fähigkeiten, zu denen auch ihre Sinne gehören, wenig aus, und damit parallel wird eine geringe Entwicklung dieser Fähigkeiten gehen. Die Thätigkeit einer solchen Knorpelzelle wird sich darauf beschränken, dass sie die durch die Intercellularsubstanz ihr zuströmende Nahrung an sich zieht. Dass sie hierbei von Reizen nicht unabhängig ist, wissen wir genau, denn wir wissen, dass eine gewisse Reizung des Knorpels und seiner Zellen (z. B. beim Gelenkknorpel) durch häufig sich wiederholenden Druck für den Bestand dieses Gewebes notwendig ist. Wir wissen auch, dass pathologische, z. B. entzündliche Vorgänge in der Nähe des Knorpels die Knorpelzellen, wahrscheinlich auf chemischem Wege, erregen können, so dass dieselben in einen Zustand veränderter Thätigkeit geraten u. s. f.

Die Knorpelzelle mit ihrer gering entwickelten, doch nicht fehlenden Sinnesthätigkeit ist in dieser Hinsicht einer Muschel vergleichbar, die träge im Sande steckend, wenige Beziehungen zur Aussenwelt hat. Das direkte Gegenteil sind die amöboiden Wanderzellen, mit deren freier Beweglichkeit die sensiblen Eigenschaften wahrscheinlich gesteigert sind. Wieder andere Zellen haben ihr Charakteristikum gerade in der hochgradigen Beeinflussbarkeit durch Reize. Für die Sinneszellen in den Sinnesapparaten kommt der Reiz von der Aussenwelt her, für die contractilen Muskelzellen und die Elemente, aus welchen sich die Drüsen aufbauen, ist es eigentümlich, dass sie den Reiz von einem sich ihnen anlagernden anderen Zellteile, einer Nervenendplatte u. dergl. erhalten. Dass die Reizbarkeit der Nerven- und Muskelzellen sich nicht auf eine Reizart beschränkt, sondern dass mechanische, chemische, thermische, elektrische Einflüsse in ihnen die Thätigkeit, welche diesen Zellen spezifisch ist, auszulösen vermögen, daran brauche ich hier nur zu erinnern, ohne Beweise und Beispiele anführen zu müssen. Nicht anders ist es mit den Flimmerzellen.

[1]) Vielfache Versuche haben u. a. gezeigt, dass auch der chemische Sinn bei Leukocyten wohl entwickelt ist. Vergleiche die diesbezügliche Zusammenstellung bei O. Hertwig (134), und die Originalarbeiten von Leber, Massart und Bordet, Steinhaus, Gabritschevsky und Buchner (40).

Im Bisherigen habe ich nur von dem Universalsinnesorgan einzelliger Wesen gesprochen. Wie ich jedoch schon erwähnte, ist dieser Ausbildungsgrad des Sinnesapparates nicht auf die Einzelzellen beschränkt, sondern auch bei vielzelligen Wesen findet er sich noch. Ich denke hierbei nicht mehr an die Reizbarkeit der Einzelzellen eines grösseren Organismus, welche wir als nahezu selbständige Wesen betrachten könnten, die in mehr oder weniger fester Gemeinschaft leben. Ich meine vielmehr, wenn ich jetzt vom Universalsinnesorgane mehrzelliger Wesen rede, Sinneswerkzeuge, welche dem Gesamtorganismus einen Eindruck von der Aussenwelt verschaffen. Hierzu ist erste Vorbedingung, dass der Gesamtorganismus auch ein Gesamtbewusstsein habe. An dieser Stelle beginnt sogleich eine grosse Schwierigkeit. Es ist keineswegs leicht zu sagen, ob eine Gemeinschaft der Zellen, welche wir beobachten, nur ein Zusammenhalten zahlreicher Individuen oder einen wirklichen Organismus darstellt. Ein Gesamtbewusstsein könnte eine derartige Zellgemeinschaft nur im letzteren Falle besitzen. Klarheit darüber, wie eine Zellgemeinschaft aufzufassen sei, wird selbst dadurch nicht in entscheidender Weise gegeben, dass sich beobachten lässt, wie die Zellen derselben zeitweise isoliert als Einzelwesen herum schwimmen, zu anderen Zeiten sich zusammenschaaren, wie solches bei Wesen, die auf der Grenze zwischen Tier und Pflanze stehen, nicht selten der Fall ist. Man kann nicht wissen, ob nicht die zusammengehäuften Zellen in eine nähere Beziehung zu einander treten, als dies durch die blosse Berührung geschieht. [1]) In gleicher Lage sind wir bei den frühesten Entwicklungsformen der Metazoen, welche in Form von Morula, Blastula und Gastrula umherschwärmen. Es fehlt hier gänzlich an Beobachtungen darüber, ob die einzelnen Zellen solcher Wesen in näherem physiologischen Zusammenhang stehen. Solche sind auch begreiflicherweise schwer anzustellen, um so mehr, da jene Formen nur kurze Zeit bestehende Durchgangsstadien sind.

Die Gastrulaform mit ihrer Scheidung in zwei Keimblätter darf wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit schon für die meisten Fälle als ein Organismus insofern betrachtet werden, als Reizung eines Teiles der Zellen auch für die übrigen Zellen von Einfluss sein wird. Die Ausbildung einer bestimmten Bewegungsrichtung, die Existenz eines Urmundes deuten darauf hin. Namentlich die Gastrulaähnlichen Dauerformen, die Gasträaden Häckel's, welche zum Teil im Besitze von Tentakeln am Mundrande sind, dürfen als wohlcharakterisierte Tierindividuen gelten.

Innerhalb des Stammes der Zoophyten vollzieht sich der höchst wichtige Uebergang von dem losen Zusammenhang einfach aneinandergereihter Epithelzellen (wie man ihn bei vielen Larven und dauernd bei manchen Spongien findet) zur Ausbildung eines die einzelnen Körperelemente verbindenden Nervensystems, und damit muss auch das sinnesphysiologische Verhalten eine wesentliche Aenderung erfahren. Es ist schon von vornherein die Annahme unwahrscheinlich, dass bei nervenlosen freischwärmenden Larven, etwa von der Form der Blastula oder Gastrula oder bei gastrulaähnlichen Dauerformen (Gasträaden) die Leitung einer Sinneserregung von einem Punkte zum anderen ganz fehle, auch wenn noch die eigentlichen Erregungsleiter, die Nerven, nicht existieren. Versuche über etwaige Erregungsleitung bei derartigen einfachen Metazoen sind aber, wie erwähnt, nicht angestellt und überhaupt sehr schwer anstellbar. Da ist es nun ein grosser Vorteil, dass wir bei zahlreichen höheren Tieren ein Gewebe kennen, das in gewisser Beziehung ähnliche Verhältnisse aufweist,

[1]) Man vergleiche O. und R. Hertwig 136 pg. 169 ff. Genannte Forscher nehmen an, dass ursprünglich getrennte Zellen nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingehen können.

wie sie bei jenen einfachen Metazoen vorliegen. Ich meine das Flimmerepithel, dessen Unabhängigkeit vom Nervensystem allgemein anerkannt ist, und in welchem sich gleichwohl in deutlich nachweisbarer Weise Erregungen rasch fortpflanzen. Die Sache liegt ja höchst wahrscheinlich nicht etwa so, dass das Flimmerepithel etwa ganz besonders zur Leitung von Erregungen geeignet wäre, mehr als sonstige Epithelien: es kommt nur der jeweilige Erregungszustand an der äusserlich erkennbaren Bewegung der Flimmerhaare besonders deutlich zur Beobachtung. Grützner hat zuerst bei Reizversuchen am Flimmerepithel festgestellt, dass Erregung wie auch Schädigung des Flimmerepithels sich in demselben in bestimmter Weise fortpflanzt, und zwar ganz vorzugsweise in der Richtung des wirksamen Schlages der Flimmerhaare. Durch sinnreiche Versuche hat sodann Kraft den Nachweis geliefert, dass die Weiterleitung der Erregung nicht, oder jedenfalls nicht allein durch die mechanische Reizung eines Flimmerhaares durch den Schlag des nächstbenachbarten Haares erfolgt. Andererseits hat Verworn für die aus verschmolzenen Flimmerhaaren entstandenen Schwingplättchen einiger Ctenophoren es sehr wahrscheinlich gemacht, dass hier gerade der letztere Modus der Erregungsleitung anzunehmen sei. Die Verhältnisse scheinen also in beiden Fällen ungleiche zu sein. In jedem Falle aber führt uns das Flimmerepithel die Thatsache vor Augen, dass eine rasche Reizleitung von Zelle zu Zelle möglich ist und häufig genug vorkommt. Es besteht somit keine Schwierigkeit, ebensolche Erregungsleitung auch bei niederen nervenlosen Tieren anzunehmen, hier als die einzige überhaupt mögliche. Wenn eine der Oberhautzellen eines einfachen nervenlosen Metazoon von einem beliebigen wirksamen Reize getroffen wird, so ist der Erfolg immer der, dass die betreffende Zelle in Erregungszustand, also den Zustand einer gewissen Thätigkeit gerät. Ist das Produkt oder der Erfolg dieser Thätigkeit derart, dass er selbst wieder einen Reiz für die Nachbarzellen bildet, so pflanzt sich der Erregungszustand auf diese fort u. s. w. In welcher Weise dieses Weitergeben der Erregung erfolgt, ist noch sehr wenig klar. Man kann sich denken, dass die erstgereizte Zelle einen Stoff secerniert, der als chemischer Reiz für die Nachbarzellen wirkt; oder die gereizte Zelle kann durch elektrische oder mechanische Prozesse die übrigen in wirksamer Weise beeinflussen. Wenn ein Schwimmplättchen einer Rippenqualle durch seinen Schlag die Bewegung des nächsten Plättchens auslöst, ist hier die Erregungsleitung in durchsichtigster Weise durch mechanische Einflüsse bedingt. Doch ist diese Uebertragungsart sicher nicht die einzig vorkommende. Ich vermute, dass in den meisten Fällen elektrische und chemische Prozesse die Hauptrolle spielen.

Damit nun ein Reiz, welcher eine oder einige Zellen des Sinnesblattes eines einfachen Metazoon trifft, die Bedeutung eines Sinnesreizes für das gesamte Individuum, bezw. für dessen Gesamtbewusstsein habe, werden wir verlangen müssen, dass die Erregungsleitung im Körpergewebe des Tieres genügend schnell und widerstandslos erfolge, damit der einwirkende Reiz eine Reaktion der Gesamtheit des Tieres erzeugen kann, etwa eine Richtungsänderung der Schwimmbewegung u. ähnl. Diese Fähigkeit wird bei Tieren vom Typus der Morula, Blastula und Gastrula relativ noch sehr wenig entwickelt sein. Früh schon finden sich aber die Bedingungen zur Weiterbildung dieser Fähigkeit (welche genau genommen mit der Sensibilität zusammenfällt).

Wir können uns vorstellen, die erste gereizte Zelle reflektiere ihre Erregung nicht auf eine gleichartige Nachbarzelle, sondern auf eine anders geartete Zelle, welche vielleicht die Oberfläche gar nicht mehr erreicht und so den von aussen kommenden Reizen ziemlich entzogen ist. Es sei z. B. die erste Zelle eine Epithelzelle, die zweite, welche die erste berührt, sei eine kontractile Zelle. Reizung der ersten Zelle würde dann eine Kontraktion der zweiten auslösen. Wieder ein Schritt weiter ist es, wenn sich zwischen die erstgereizte und die schliesslich reagierende Zelle ein

langgestrecktes Zelläquivalent einschiebt, welches mit jenen beiden in Kontakt ist und die Erregung von einer zur anderen Zelle überträgt. Damit haben wir die Nerven. Wenn das primitive Nervenelement sich ganz auf die alleinige Ausübung der Reizleitungsfunktion spezialisiert hat, kann die Vollkommenheit dieser Funktion schon eine hohe sein, die Erregung kann sich im Tierkörper mit grosser Schnelligkeit verbreiten: hiermit ist die Verwertung eines Sinnesreizes für den Gesamtorganismus bedeutend erleichtert und der physiologische Zusammenhang der einzelnen Körperteile vervollkommnet.

Immerhin ist der Zusammenhang der Teile eines Organismus bis weit hinauf noch ein beträchtlich loserer, als man ihn von den höheren Tieren her anzunehmen gewohnt ist. Dies gilt auch im speziellen für Sinne und Psyche. Als ein Beispiel für diese Angabe möchte ich eine Beobachtung anführen, die ich schon früher gelegentlich publiziert habe (217). Ich konnte Actinien *(Anemonia, Aiptasia)* einen Tentakel mit einer Schere abschneiden, ohne dass das Tier als Ganzes auf diesen Eingriff reagierte. Selbst die nächst benachbarten Tentakel wurden nicht eingezogen. Dies ist um so auffallender, wenn man bedenkt, dass diese Tiere keineswegs stumpfsinnig, sondern gegen schwächste Hautreize an den Tentakeln, wie auch gegen Erschütterung sehr empfindlich sind.

Ferner liess sich an grossen Actinien *(Adamsia, Anemonia)* zeigen, dass, wenn ein Geschmacksreiz einen Teil des empfindlichen Tentakelkranzes traf, stets nur die direkt getroffenen Tentakel reagierten, indem sie sich nach dem vorgehaltenen Fleischstück ausstreckten. Der Reiz, den ein Tentakel percipiert, wirkt also offenbar nicht auf das Gesamtbewusstsein des Tieres, er wird nicht für die Gesamtheit des Tieres verwertet. Indirekt freilich kommt z. B. das Schmeckvermögen jedes einzelnen Tentakels doch der Gesamtheit des Tieres zu gute, indem bald die eine, bald eine andere Gruppe von Tentakeln eine Beute erfasst, je nachdem sich diese von der einen oder der anderen Seite nähert. So sorgen die einzelnen Tentakel abwechselnd für die Ernährung des gesamten Tieres, ohne dass freilich ein Teil von der Thätigkeit des anderen Kenntnis hätte. Noch mancherlei andere Beobachtungen an Aktinien haben mir die Ueberzeugung verschafft, dass diese Geschöpfe gewissermaassen psychisch in mehrere Komponenten zerfallen, welche nur in einem losen Zusammenhange stehen. Ein Gesamtbewusstsein fehlt, und wenn man von Bewusstsein und Empfindungsvermögen bei diesen niederen Tieren sprechen will, so kann dies nur in dem Sinne geschehen, dass man von Bewusstsein und Empfindung der einzelnen Teile, speziell der Tentakel, spricht.

Auf gleich niedriger psychischer Stufe, wie die Aktinien scheinen mir unter anderen auch die gleichförmig metamer gegliederten Würmer zu stehen. Auch hier hat jedes Segment psychisch und physiologisch einen hohen Grad von Selbstständigkeit. Selbst *Amphioxus* steht hierin noch nicht viel höher.

Die Zoophyten oder „Pflanzentiere“ leiten unsern Blick hinüber auf eine andere Klasse von Geschöpfen, mit denen jene gewisse Berührungspunkte haben, auf die Pflanzen, die von diesen Betrachtungen nicht ausgeschlossen sein dürfen. Der hier in Betracht kommende Vergleichspunkt zwischen Tier und Pflanze ist folgender: Die höheren Pflanzen stellen Komplexe von ausserordentlich zahlreichen Zellen dar, aus denen sich ein oft kolossaler und sehr vollkommener Organismus gebildet hat. Seiner sinnesphysiologischen und — wenn man den Ausdruck zulassen will — psychischen Stellung nach steht aber dieser Organismus noch auf der Stufe der niedersten Metazoen. So viel ich weiss, giebt es heutzutage keinen Naturforscher, der den Bäumen und sonstigen höheren Pflanzen ein Gesamtbewusstsein, eine Psyche, und die Fähigkeit des Empfindens vom Standpunkte eines einheitlichen Wesens zuschriebe. Wohl reagieren Pflanzen auf Verletzungen und sonstige äussere Einwirkungen, die sie an irgend einer Stelle treffen, häufig durch Gesamtreaktion, bestehend in Saftströmung oder

sichtbarer Bewegung. Dies ist jedoch keine Sinnesreaktion zu nennen. Die Pflanze besitzt zweifellos Irritabilität, aber keine Sensibilität, oder letztere nur dann, wenn man Sensibilität und Irritabilität als gleichbedeutend betrachtet. Wenn ich auch absehe von dem oben angeführten Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Begriffen, dass nämlich Sensibilitätsäusserungen stets in psychischen Vorgängen bestehen, welche wir einem Geschöpfe nicht ansehen können, so giebt es doch noch eine weitere Bedingung, welche erfüllt sein muss, damit man eine Reaktion auf Reizung eines lebenden Wesens unbedenklich als Sensibilitäts- oder als Sinnesäusserung bezeichnen kann: Die Reaktion muss verhältnismässig rasch, spätestens innerhalb einiger Sekunden eintreten[1]). Wenn es Pfeffer (Die Reizbarkeit der Pflanzen, Vortrag gehalten in der 65. Versammlung deutscher Naturforscher, Nürnberg 1893) als ein Zeichen von Sensibilität betrachtet, dass sich eine Pflanze heliotropisch nach dem Lichte, eine Wurzel geotropisch in die Erde hinein wendet, so muss demgegenüber betont werden, dass sich dieser Standpunkt in der Pflanzenphysiologie aufrecht erhalten lassen und bewähren mag, nicht aber in der Tierphysiologie. Die Reaktion auf Reiz ist eben bei Pflanzen und Tieren etwas sehr verschiedenes: dass es so verschieden ist, hat seinen Grund wieder darin, dass es nicht nur einerlei Reizung giebt, sondern mehrerlei. Wenden wir Virchow's Bezeichnungsweise an, so haben wir in unserm Fall, bei Sinnesreizung, funktionelle Reizung, kümmern uns aber nicht um die formative und die nutritive Reizung, welche für die Reizbewegungen der Pflanzen so oft massgebend sind (Wachstumskrümmungen, Heliotropismus, Geotropismus u. s. w.). Sie fehlen beim Tiere natürlich auch nicht, aber sie führen zu einer anderen Art von Erregungsvorgängen. Geht man der Sache auf den Grund, so beruhen freilich alle Erregungsvorgänge, ob funktioneller, formativer oder nutritiver Art, schliesslich auf Stoffwechselvorgängen, die sich vielleicht sogar in allen drei Fällen recht ähnlich sein können. Es hiesse aber dem Wort und dem Begriff Sensibilität (= Sinnesempfindlichkeit) Gewalt anthun, wollte man andere als funktionelle Reize Sinnesreize nennen.

Die rasche Erregungsleitung geht den meisten Pflanzen ab. Die natürlich nicht fehlenden Ausnahmen sind bekannt: Die Mimosen (Sinnpflanzen) gleichen in ihrer Reaktion auf Reiz fast den Aktinien. Gewisse Bezirke der Pflanze hängen physiologisch besonders nahe zusammen, die Weiterleitung der Erregung zum übrigen Teile der Pflanze ist erschwert, doch nicht unmöglich. Aber solche Eigenschaften bleiben Ausnahmen bei Pflanzen, sind die Regel bei Tieren; sie stellen den höchsten Grad von Vollkommenheit in sinnesphysiologischer Beziehung dar, welchen die Pflanzen erreichen können, dagegen den niedersten Zustand des Sinnesapparates, welchen man bei Metazoen beobachtet. Nicht umsonst führen die Coelenteraten auch den Namen Pflanzentiere: Sie zeigen eben nicht nur äusserlich in ihrer Gestalt, sondern auch in ihrer Physiologie nahe Beziehungen zur Pflanzenwelt.

Da das Universalsinnesorgan immer zugleich auch unter den weiter unten zu besprechenden Begriff des Wechselsinnesorganes fällt, wird manches von dem, was über das Universalsinnesorgan zu sagen wäre, besser gemeinsam mit jenem abgehandelt. Ich gehe jetzt zunächst an die Besprechung des andern Extremes, des spezifischen Sinnesorganes, dessen Eigenschaften ich für weit abweichend von denjenigen der Sinnesorgane niederster Tiere halte. Die Wechselsinnesorgane vermitteln zwischen beiden.

[1] Ich habe dieser Bedingung oben auch in der Definition von Sinnesthatigkeit Rechnung getragen. Vergl. S. 3.

Das spezifische Sinnesorgan.

Als spezifische Sinnesorgane bezeichnet man solche Apparate eines lebenden Wesens, vermittelst deren von dem Wesen nur eine bestimmte Gattung derjenigen Reize wahrgenommen wird, welche für dasselbe überhaupt wahrnehmbar sind, oder mit anderen Worten: Apparate, die nur einem der Sinne dienen, welche ein Wesen besitzt. Derjenige Reiz, welcher durch das Sinnesorgan normalerweise wahrgenommen wird, heisst sein adäquater oder homologer Reiz. Andere Reize (inadäquate oder heterologe) werden durch ein bestimmtes spezifisches Sinnesorgan entweder gar nicht percipiert, oder wenn sie eine Empfindung erzeugen, ist es diejenige, welche der adäquate Reiz erzeugt haben würde. Der inadäquate Reiz wird also mittelst des spezifischen Sinnesorganes nicht als das erkannt, was er ist, sondern falsch gedeutet.

Es mag auffallen, dass ich es unterlasse, einer Diskussion von Fragen, welche die spezifischen Sinnesorgane und spezifischen Energien betreffen, eine eingehende Berücksichtigung der diesbezüglichen Litteratur voranzustellen. Doch glaube ich dies mit gutem Grunde zu thun: Die Hauptfrage, die der spezifischen Energien, ist so weit von einer einstimmigen Beantwortung entfernt, dass vielmehr die angesehensten Forscher in dieser Hinsicht zu entgegengesetzten Resultaten gekommen sind. Eine eingehende Diskussion ihrer Anschauungen müsste allein schon einen Band füllen, würde also jedenfalls dem Zwecke dieser Zeilen, welche nur für eine speziell-sinnesphysiologische Abhandlung meinen allgemein-sinnesphysiologischen Standpunkt präzisieren sollen, nicht entsprechen. Zudem ist die neuere Litteratur über den in Rede stehenden Gegenstand erst vor kurzem von Dessoir (69) zusammengestellt und diskutiert worden. Dessoir's Überlegungen mussten schon darum von den meinigen abweichende Resultate geben, weil genannter Forscher die Tiere nicht in den Kreis seiner Betrachungen zieht, sondern die Fragen vom einseitigen Standpunkte menschlicher Physiologie beleuchtet.

Der Grund, auf welchem sich eine vergleichende Sinnesphysiologie aufbauen könnte, ist noch zu wenig konsolidiert, als dass man sagen könnte, die Anschauung dieses oder jenes Forschers habe als Ausgangspunkt für Erörterung allgemein sinnesphysiologischer Fragen zu dienen. Darum wird es erklärlich sein, wenn ich mir die Grundlagen meiner sinnesphysiologischen Anschauungen selbst construiere. Wie schwankend allein die Auffassung des Gesetzes der spezifischen Energieen ist, wird aus folgenden Citaten zu ersehen sein, welche deutlich zeigen, dass in dieser Frage Übereinstimmung noch nicht herrscht.

Wundt äussert sich u. a. wie folgt:

(l. c. pg. 217), ... „Dem liegt aber eine Annahme zu Grunde, auf deren Widerlegung die ganze neuere Nervenphysiologie gerichtet ist: die Annahme einer spezifischen Funktion der nervösen Elementarteile.“

(pg. 285). „Man spricht“ . . . . „häufig jedem Sinnesnerven und jedem Sinnesorgane eine spezifische Energie zu, worunter man die Thatsache versteht, dass die Erregung eines der genannten vier Organe“ [die vier Sinnesorgane des Gesichts, Gehörs, Geruchs, Geschmacks sind gemeint] „und der mit denselben zusammenhängenden Nerven durch irgend einen Reiz eine besondere nur dem betreffenden Organe eigentümliche Beschaffenheit der Empfindung erzeuge. In dieser Allgemeinheit ausgedrückt, bestätigt sich jedoch der Satz von der spezifischen Energie nicht in der Erfahrung.

Weder die Endorgane der Sinnesnerven noch die Sinnesnerven selbst reagieren auf jeden beliebigen Nervenreiz in einer und derselben unveränderlichen Empfindungsqualität, sondern einzelne scheinen durch nicht adäquate Reize gar nicht, andere in beschränkter Weise und nur unter besonderen Bedingungen erregt zu werden. Noch weniger bestätigt sich der Satz von der spezifischen Energie, wenn man damit die Annahme verbindet, die Verschiedenheit der Empfindung sei durch spezifisch verschiedene physiologische Eigenschaften der Sinnesnerven verursacht, eine Annahme, die der vorzugsweise durch J. Müller ausgebildeten Lehre von den spezifischen Energien ursprünglich zu Grunde liegt.“

In schroffem Gegensatze hiezu steht die Ansicht Ziehen's:[1]) (pg. 30 f.) „Zerren Sie den Sehnerven, wie Sie wollen: immer dieselbe einfache Lichtempfindung! Ob diese Abstimmung vorzugsweise in der Bahn oder im Zentrum stattfindet, ist fraglich; wahrscheinlich ist das letztere. Die Hauptsache ist, dass überhaupt eine solche Abstimmung stattgefunden hat, sowohl im peripheren nicht nervösen Apparat, wie in den Nervenenden, wie auf der Nervenbahn und schliesslich namentlich im Zentrum. Dies ist der eigentliche Sinn der Lehre von der spezifischen Energie. Dieselbe zu leugnen, widerspricht allen entwicklungsgeschichtlichen Grundsätzen. Diese letzteren besagen, dass jede Funktion ihr Organ verändert, sich gewissermassen dasselbe erzieht. Wir haben also die Wundtsche Annahme zu verwerfen, dass alle Bahnen und Zentralstationen funktionell indifferent seien und die in den zentralen Zellen ausgelösten Prozesse nur deshalb verschieden seien, weil die Reize verschieden sind und der Reizvorgang in seiner ganzen Individualität in die Nervenbahn aufgenommen wird.“

Häckel kommt zu folgendem Schlusse:

(125 pg. 25) „So bedeutungsvoll nun auch diese Lehre von der „„spezifischen Energie““ der Sinnesnerven ist, so erleidet sie doch durch unsere neuere Entwickelungslehre eine wichtige Einschränkung. Denn angesichts der keimesgeschichtlichen Thatsache, dass sich alle verschiedenen Sinneswerkzeuge samt ihren spezifischen Nerven aus der äusseren Haut entwickeln, müssen wir zugestehen, dass auch die besondere Leistungsfähigkeit der einzelnen Sinnesnerven nicht eine ursprüngliche Eigenschaft derselben, sondern durch Anpassung erworben ist.“

E. v. Hartmann[2]) spricht sich im Anschluss an Wundt folgendermassen aus:

(pg. 368) „. . . Der Versuch beweist ohne Zweifel, dass das Wichtigste für den Nervenprozess die Schwingungsform ist, welche durch die peripherischen und zentralen Endorgane bestimmt und der Faser überliefert wird, und dass von „„spezifischen Energien““ der Nerven hinfort nicht mehr die Rede sein kann. Wenn andererseits Wundt zugibt (pg. 361 ff), dass die Uebung in Prozessen von bestimmter Schwingungsform und Fortpflanzungsrichtung im stande ist, die Nervenmasse mit einer solchen molekularen Disposition zu imprägnieren, „„dass jede eintretende Erschütterung des Molekulargleichgewichts gerade diese Form der Bewegung hervorruft,““ — wenn er ferner einräumen muss, dass diese Anpassung nur zum Teil eine individuell erworbene ist, in der Hauptsache aber schon auf einer angeborenen, ererbten Prädisposition beruht, so ist nicht ersichtlich, weshalb der ältere Ausdruck „„spezifische Energie““ in dem erläuterten relativen Sinne nicht auch ferner beibehalten werden sollte, — höchstens könnte man ihn in den anderen: „„spezifische Disposition““ umwandeln.“

Wieder anders ist die Anschauung von R. Arndt:

(4. pg. 206). „Es . . . . ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass die qualitativ verschiedenen

[1]) Th. Ziehen. Leitfaden der physiologischen Psychologie. 2. Auflage. Jena 1893.

[2]) E. v. Hartmann. Philosophie des Unbewussten Bd. I.

Empfindungen in chemisch verschiedenen Nerven zu stande kommen oder wenigstens durch chemisch verschiedene Nerven vermittelt werden und dass die quantitativ verschiedenen Empfindungen in verschieden dichten Nerven entstehen, beziehungsweise durch sie ihre Vermittlung finden, oder auch, dass sie auf verschiedener Grösse des sie auslösenden Stosses oder endlich auf letzteren beiden beruhen."

Die Beispiele könnten noch vermehrt werden und man würde erkennen, dass heute fast jeder Forscher die „spezifische Energie" wieder in anderer Weise auffasst und zu erklären sucht. Es heisst also, sich selbst den Weg suchen!

Es ist als zweifellos zu bezeichnen, dass mehrere Sinnesorgane des Menschen und mit ihm der höheren Wirbeltiere spezifische Sinnesorgane sind. Z. B. das menschliche Gehörorgan wird normaler Weise von keinem anderen Reize getroffen, als demjenigen, welchen die Schallwellen ausüben. Schallwahrnehmung ist der alleinige Zweck und die einzige Fähigkeit des Endorganes des *Nervus cochlearis.* Es ist nun aber die Einwirkung heterologer Reize doch nicht ganz ausgeschlossen. Als ein solcher kann in gewissem Sinne die mechanische Berührung des Trommelfells betrachtet werden, ebenso die Wirkung einer Spannungsdifferenz zwischen der Luft innerhalb und ausserhalb der Paukenhöhle, wie sie beim Schluckakte eintritt. Wahrscheinlich ist auch veränderte Blutzirkulation im Ohre zuweilen Ursache von heterologer Reizung des Hörnerven. Alle diese heterologen Reize bewirken stets die Empfindung eines Geräusches oder Schalles. Da nun bei diesen Vorgängen reelle, objektive Schallwellen in der Luft ausserhalb des Ohres oder in der Substanz des Schädels nicht vorhanden sind, ist jene Empfindung eine Sinnestäuschung. Kennten wir ihre Ursache nicht in den meisten Fällen als eine nicht-akustische, so würden wir durch die Qualität der Empfindung zu falschen Schlüssen über die Ursache derselben veranlasst. Thatsächlich geschieht dies auch nicht so ganz selten.

Ebenso verhält es sich mit dem Auge, wo Druck auf den Augapfel oder elektrische Durchströmung, sowie auch manche pathologische Prozesse die dem Auge spezifische Empfindung des Lichtes erzeugen, selbst im absolut dunklen Raume, wo objektiv keine Lichtschwingungen existieren.

Wir haben ferner auch einigen Grund zu der Vermutung, dass auch jede überhaupt wirksame Reizung eines von einem spezifischen Sinnesorgane zum Gehirn führenden Sinnesnerven stets eine solche Empfindung zur Folge hat, welche in dieselbe Kategorie, wie die durch adäquate Reizung des Endorganes bewirkte Empfindung, gehört; d. h. Reizung des Sehnervenstammes erzeugt Lichtempfindung, Reizung eines Hautnerven Tastempfindung u. s. f. Diese Erscheinung wird bekanntlich mit einem von Johannes Müller eingeführten Ausdruck als die spezifische Energie der Sinnesnerven bezeichnet.

Die Eigenschaften der spezifischen Sinneswerkzeuge, welche die höchste Entwicklung des Sinnesapparates darstellen, weichen von den im obigen skizzierten Eigenschaften der Sinnesorgane niederster Tiere weit ab. Im Sinne der Descendenzlehre muss indessen angenommen werden, dass zwischen beiden ein phylogenetischer Zusammenhang besteht, dass erstere sich aus letzteren herausentwickelt haben. Zeugnis hiefür legt uns die Keimesgeschichte ab, indem aus den mit Universalsinnesorganen ausgerüsteten ursprünglichen Keimzellen und den sinnesphysiologisch noch auf gleicher Stufe stehenden mehrzelligen Embryonalstadien sich das fertige Tier mit seinen spezifischen Sinnesorganen bildet. Zwar können wir beim Menschen und den höheren Wirbeltieren nicht wohl von Ausübung von Sinnesthätigkeiten in den niedersten Embryonalstadien sprechen, wohl aber, wie wir sahen, bei vielen wirbellosen Tieren. Die Samenzellen aller, die Eizellen einiger Tiere konnten wir

als einzellige Wesen mit Lokomotionsfähigkeit und Universalsinnesorgan auffassen, nicht minder die schwärmenden Gastrulalarven vieler Tiere, unter denen *Amphioxus* und die Tunicaten die höchsten Vertreter darstellen dürften. Die veränderten Bedingungen, unter welchen der Wirbeltierkeim sich entwickelt, bringen es mit sich, dass mit der freien Beweglichkeit auch die Gelegenheit zur Ausübung von Sinnesthätigkeiten bedeutend zurücktritt. So findet man jetzt bei nur wenigen Tieren in der Entwicklung deutlich den Zustand des Universalsinnesorganes beim Embryo neben ausgesprochen spezifisch differenzierten Sinnesorganen beim fertigen Tiere vor. Das hindert nicht, dass wir diesen Entwicklungsgang als den in der Phylogenie durchlaufenen betrachten; ist es doch bei den anderen Organsystemen nicht weniger notwendig, die Vergleichung zahlreicher Tierklassen zu Hilfe zu rufen, um ein lückenloses Abbild der Phylogenie in der Ontogenie wiederzufinden.

Indem ich nun im folgenden darauf ausgehe, nachzuweisen, dass zwischen Universalsinnesorgan und spezifischem Sinnesorgan sich phylogenetisch ein Zwischenglied einschiebt, das von mir sogenannte Wechselsinnesorgan, ist es zunächst unumgänglich, in kurzem den hauptsächlichsten Unterschied zwischen jenen beiden Endgliedern der Reihe zu charakterisieren. Vor allem wird es darauf ankommen, die Frage zu erörtern, was dem spezifischen Sinnesorgane seine spezifischen Eigenschaften im Gegensatz zu dem universalen Organe verleiht.

Das zunächst in die Augen fallende an den spezifischen Sinnesorganen ist die Thatsache, dass heterologe Reize in der Mehrzahl der Fälle wirkungslos sind. Lichtwellen in grösster Intensität werden vom Ohre oder der Nase niemals wahrgenommen, Schallwellen oder Gerüche nie vom Auge u. s. f. Und doch sind die percipierenden Elemente jedes Sinnesorgans protoplasmatische Gebilde, von welchen man sonst gewohnt ist anzunehmen, dass sie nicht nur auf eine Reizart, sondern auf eine Mehrzahl von Reizen zu reagieren pflegen. Isolierte lebende Zellen reagieren im allgemeinen auf mechanische, chemische, thermische, elektrische und Licht-Einflüsse, wenn auch auf die verschiedenen Kräfte in ungleichem Masse. Niemals aber findet man, dass eine isolierte Zelle nur einer Reizqualität gegenüber empfänglich ist, und gegen alle anderen sich gleichgiltig und unempfänglich verhält.

Nun ist ja zunächst in einigen Fällen die Art und Weise ganz klar, wie es bewirkt wird, dass nur eine Reizqualität in einem Sinnesorgan zur Geltung kommt. Nehmen wir z. B. das Ohr, so ist ohne weiteres verständlich, dass zu dem in ihm enthaltenen Nervenendapparate unter normalen Verhältnissen, d. h. bei unverletztem Organe, nur Erschütterungswellen der Luft oder des Schädels gelangen können, während Gerüche, Geschmäcke, Lichteinwirkungen und selbst Temperatureinflüsse vollständig ausgeschlossen sind. Andererseits können die in eine gleichförmige Schleimhaut eingebetteten Endorgane der Riech- und Schmecknerven, wie auch die empfindenden Elemente der Retina nicht von Schallwellen, erstere auch nur schwer von Lichtwellen getroffen werden.

Auf der anderen Seite wirkt der optische Apparat des Auges darauf hin, dass die in beliebiger Richtung ins Auge einfallenden Strahlen auf der Netzhaut sich vereinigen, die Durchsichtigkeit seiner Medien ist geeignet, möglichst den Lichtstrahlen den Durchgang zu gewähren. Das Trommelfell, die Gehörknöchelchen und die Endolymphe sind in einer in die Augen springenden Weise dazu geeignet, selbst die feinsten Tonschwingungen dem Hörnerven zuzuleiten. Der versteckt liegenden Riechschleimhaut werden infolge der Konfiguration der Nasenhöhle die riechenden Dünste mit der Atemluft zugeführt, die Geschmacksknospen haben Gelegenheit mit den in den Spalten der *Papillae vallatae* und *foliatae* stagnierenden Flüssigkeiten in ausgiebigste Berührung zu treten und sie hierbei auf ihren Geschmack zu prüfen.

Die bisher aufgezählten Beispiele betrafen lauter ziemlich klar liegende Verhältnisse, indem

die in Rede stehenden Arten von Sinnesreizen immer ganz ungleiche Wirkungsbedingungen hatten. Schwieriger wird die Sache, wenn wir zwei Reize betrachten, welche ungefähr die gleichen Wirkungsbedingungen haben. Einen solchen Fall finden wir schon im menschlichen Geruchs- und Geschmacksorgan: Die Riech- und Schmecknervenendigungen sind, wie man doch annehmen muss, der Einwirkung der thermischen Eigenschaften des sie berührenden Mediums (Luft bezw. Flüssigkeiten) ebenso ausgesetzt, wie derjenigen der chemischen Eigenschaften, des Geruchs und Geschmacks. Es ist eine Eigenschaft der in die Nase strömenden Luft, dass sie zuweilen Gerüche mit sich führt, es ist aber nicht minder eine Eigenschaft derselben, dass sie eine bestimmte Temperatur hat, die in vielen Fällen von der Eigentemperatur der Riechschleimhaut weit abweicht. Auf anderen Schleimhäuten wird diese Temperaturdifferenz mit Sicherheit als solche erkannt. Erkannt wird sie nun zwar auch auf der Zunge und vielleicht auch auf der Riechschleimhaut (erwiesen ist letzteres meines Wissens nicht). Es entspricht jedoch der allgemeinen Annahme, die Wahrnehmung der Temperaturdifferenz auf der Zunge, ebenso wie das Tastvermögen der ganzen Oberfläche dieses Organes als an besondere, von den Schmecknerven verschiedenen Nerven (*Trigeminus*) bez. Nervenendorgane geknüpft zu betrachten. Erwiesen ist dies indessen keineswegs, ebensowenig wie die Trennung der Empfindungsorgane der übrigen Schleimhäute in Tast- und Temperaturorgane. Ich enthalte mich in dieser Hinsicht jeder Hypothese, da das vorliegende Thatsachenmaterial viel zu dürftig ist.

Man versucht ja auch bekanntlich neuerdings, nicht nur die Modalitäten der Empfindung, die einzelnen Sinne, sondern sogar die Qualitäten, welche sich innerhalb der einzelnen Sinne unterscheiden lassen, als durch spezifische Verschiedenheit der percipierenden Organe geschieden hinzustellen. So hat man den Temperatursinn in zwei Hälften zerspalten, Kälte- und Wärmesinn, welchen getrennte Nerven und Endorgane zukommen sollten (Herzen, Goldscheider). Diese Trennung ist, wie auch Dessoir hervorhebt, keine glückliche und jedenfalls fehlt es am Beweis für ihre Richtigkeit.

Hj. Öhrwall (225) hat den Geschmackssinn in vier durch spezifische Energieen geschiedene Qualitäten gespalten, welche an besondere Endorgane gebunden sein sollten. Abgesehen davon, dass eine Bestätigung der Öhrwall'schen Versuche von anderer Seite bis jetzt fehlt, scheint mir auch die Untersuchung des genannten Autors nicht so ganz überzeugend. Es müssten sehr starke Beweisgründe sein, die in dieser Frage das letzte Wort sprechen liessen, denn eine Thatsache steht schwerwiegend der Annahme Öhrwall's entgegen, das ist die Vergleichung mit dem Geruchssinn: Es ist kaum denkbar, dass alle die einzelnen Geruchsqualitäten durch bestimmte, spezifisch von einander unterschiedene Endapparate in der Riechschleimhaut erkannt werden. Dazu ist erstens die Zahl der unterscheidbaren Gerüche zu gross und zweitens ist die Annahme desshalb nicht zu halten, weil sie eine ganz sonderbare Konsequenz hätte: Eine ganze Menge der heutzutage bekannten Gerüche ist uns erst durch die moderne Chemie bekannt geworden; für diese alle aber, deren viele von den altbekannten wesentlich abweichen, müssten spezifische Empfindungsorgane von jeher gebildet sein; denn wenn ein Mensch, der eine solche Substanz nie zuvor kennen gelernt, an einer Probe derselben riecht, erkennt er sofort, dass sie einen spezifischen, von allen bisher ihm bekannten abweichenden Geruch hat. Ein Beispiel: wie viele Menschen giebt es, die niemals den äusserst charakteristischen Geruch des Camphers, des Terpentinöls, des Petroleums, der Vanille gerochen haben, und dann zu irgend einer Zeit ihres Lebens ihn zum ersten Male riechen. Wenn es sich um halbwegs aufgeweckte Menschen handelt, so werden sie binnen kurzem imstande sein, diese Gerüche mit Sicherheit von einander und von den bisher bekannten zu unterscheiden. Sollten in der Riechschleimhaut dieser Menschen vanilleempfindliche, campherempfindliche Zellen u. s. w.

vorgebildet sein, selbst „auf die Gefahr hin", dass sie nie in Wirksamkeit treten könnten, wenn einmal das eine oder andere Individuum, wie es deren tausende giebt, jene Gerüche nie zu riechen bekommt? Der begeistertste Anhänger teleologischer Weltauffassung wird nicht so weit gehen, zu behaupten, in der menschlichen Riechschleimhaut sei eine so weise Anordnung getroffen, dass jedem existierenden Riechstoffe empfindende Zellen zugeteilt seien, so dass die Nase so viel Zellarten enthielte, als unterscheidbare Geruchsqualitäten existieren. Nun wäre freilich die Annahme möglich, dass eine relativ kleinere Zahl von primären, einfachen Elementargerüchen durch mannigfache Combination die zahllosen uns unterscheidbaren Gerüche konstituieren. Es gibt unzweifelhaft Mischgerüche, welche nicht als gemischte Eindrücke erkannt werden, wenn nicht die einzelnen Componenten dem Geruchssinne bekannt sind.

Berechnet man für eine willkürlich gewählte kleine Zahl, welche man als Zahl der etwa existierenden hypothetischen Elementargerüche definiert, nach der Methode der Combinationsrechnung ohne Wiederholung einzelner Faktoren die Summe der möglichen Combinationen, so kommen allerdings schon grosse Zahlen heraus. Nimmt man z. B. 10 Elementargerüche an, so liessen sich diese in mehr als 1000 Arten combinieren.[1]) Man sieht es wäre theoretisch nicht undenkbar, aus einer kleineren Zahl von Elementargerüchen sich die sämtlichen Geruchsqualitäten zusammengesetzt zu denken, um so mehr, da, wie ich oben erwähnte, Mischgerüche keineswegs immer als solche empfunden werden, sondern den Eindruck eines Elementargeruchs machen können. Ich bin daher auch der Überzeugung, dass ein grosser Teil der bekannten und einfach erscheinenden Gerüche sich als zusammengesetzt wird nachweisen lassen. Für die Hypothese jedoch, dass es in der Riechschleimhaut eine kleine bestimmte Zahl von spezifisch verschieden disponierten Nervenendapparaten giebt, welche dadurch, dass die ihnen spezifischen Empfindungen sich in mannigfacher Weise combinieren, die Vielheit der Gerüche erklären könnten, fehlt der Boden noch gänzlich. Die Erscheinung der Mischung und Combination der Gerüche lässt sich ohne diese Annahme erklären.

Solange nun die spezifische Verschiedenheit der einzelnen Riechzellen noch so sehr in Frage steht, wie es der Fall ist, steht es mit derselben Annahme für die Geschmackszellen ebenfalls schlecht. Sollte aber die Hypothese Öhrwall's in unzweideutiger Weise bestätigt werden, so würde dies zugleich für die Geruchsphysiologie von grösster Bedeutung, in dem oben besprochenen Sinne, sein.

Noch weit mehr Schwierigkeit bezüglich der Voraussetzung spezifischer Disposition als der menschliche Riech- und Schmeckapparat machen die Sinnesorgane vieler Tiere. Ein Beispiel: in der Haut der meisten Fische und vieler Amphibien finden sich Sinnesorgane, die auf den ersten Blick etwas an die Geschmacksorgane auf der menschlichen Zunge erinnern (die sogenannten Seitenorgane). Daneben finden sich noch weitere Hautsinnesorgane, die den Geschmacksknospen der Zunge sogar zum verwechseln gleichen. Die Organe erstgenannter Art und die eigentliche Knospen der Fischhaut haben das gemeinsam, dass sie aus einer Anzahl zu einer Gruppe zusammengeordneter innervierter

[1]) Auch die Methode der Combination mit Wiederholung einzelner Faktoren dürfte vielleicht angewendet werden, und ergiebt natürlich noch viel grössere Werte. Die notwendige Konsequenz davon, dass man eine solche Combination als zulässig betrachtete, wäre aber folgende Annahme: der Mischgeruch müsste für die Empfindung qualitativ anders ausfallen, wenn der Elementargeruch a mit einem zweiten b im Intensitätsverhältnis m : n sich combiniert, als wenn sie sich im Verhältnis $m_1 : n_1$ oder $m_2 : n_2$ combinieren (wobei m n m_1 n_1 m_2 n_2 beliebige Zahlen sind.) Damit würde die Zahl der möglichen Combinationen natürlich unendlich gross.

Sinneszellen bestehen, während die Haut in der Umgebung des Sinnesorgans von gewöhnlichen Epithellagen gebildet ist, welche mit Nerven keine Verbindung haben. Dieser Typus findet sich sehr weit verbreitet in der Haut der Wassertiere. Auch bei Würmern und Mollusken finden wir ganz ähnliche Knospenbildungen vor. In allen diesen Fällen, so auch bei den Fischen und Amphibien, pflegen die Sinneszellen feine Haare zu tragen, die als ein integrierender Bestandteil der Sinnesapparate betrachtet werden. Da ich nun diese Seitenorgane als den Geschmacksknospen so ähnlich bezeichnet habe, wie kommt es da, dass, wie wir weiter unten sehen werden, diese beiden Organarten ungleiche Funktion haben? Warum sind die Seitenorgane so ganz unempfindlich gegen Geschmackseindrücke, die doch von den Geschmacksknospen ganz vorzugsweise, vielleicht sogar ausschliesslich percipiert werden? Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass, so sehr diese Frage berechtigt ist, wir ihr nichts destoweniger bis jetzt ratlos gegenüber stehen. Es giebt nun allerdings Forscher, welche nicht genug die prinzipielle Verschiedenheit der Knospen und der Seitenorgane betonen können (ich will nur Merkel, Malbranc und F. E. Schulze nennen), und die es für einen fundamentalen Irrtum halten, wenn man beide Organformen zusammenwirft. Sehen wir aber zu, worin die morphologischen Verschiedenheiten derselben bestehen, so sind dies folgende:

Seitenorgane	**Becherorgane** (Geschmacksknospen)
Segmentale Anordnung,	diffuse Verbreitung,
Verbreitung über den ganzen Rumpf,	vorzugsweise am Kopf und im Munde zu finden,
Vorkommen nur bei Wassertieren,	auch bei Landtieren,
Sinneszellen kurz, birnförmig,	Sinneszellen lang, fadenförmig,
Die Sineszellen tragen lange Haare (Borsten).	Die Sinneszellen tragen kurze Haare (Stäbchen).

Es ist ohne weiteres klar, dass diese Unterschiede gar nichts beweisen, am wenigsten der Unterschied in der Gestalt der Zellen, auf welche so grosses Gewicht gelegt wird. Mit allen den angegebenen Charakteren versehen könnten wir uns jene beiden Organformen doch sehr wohl ganz der nämlichen Funktion dienend denken.

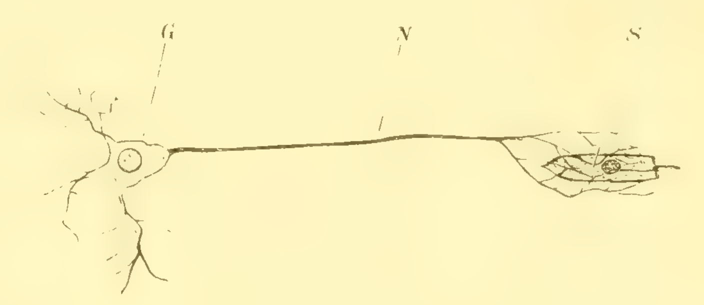
Am wertvollsten sind die längeren Borsten der einen Form gegenüber den kürzeren Stäbchen der andern. Sie mögen die Einwirkung mechanischer Reize, vielleicht sogar, wie man schon angenommen hat, der Schallwellen begünstigen — wie aber sollten sie es bewirken, dass diese Organe von chemischen Reizen nicht beeinflusst werden? — Keine der angeführten Eigenschaften der Seitenorgane und der Schmeckbecher reicht hin, um uns einigermassen eine Aufklärung dafür zu geben, dass das eine Organ chemischen, das andere mechanischen Reizen gegenüber seine Thätigkeit entwickelt.

Aehnliche Fälle liessen sich in grosser Zahl anführen. Sie leiten uns zu dem Kernpunkte der Frage von den spezifischen Energien der Sinnesapparate. Die Erscheinungen, welche man unter diesem Namen zusammenfasst, zerfallen eigentlich in zwei wesentlich geschiedene Gruppen, diese sind:

1) Die Thatsache, dass jeder spezifische Sinnesapparat, bestehend aus Sinnesorgan, Leitungsnerv und einem korrespondierenden Bezirke des Zentralorganes, auf jede wirksame Reizung mit der ihm spezifischen Empfindungsmodalität reagiert. (Die spezifische Energie im engeren Sinne.)

2) Die Thatsache, dass spezifische Sinnesapparate überhaupt nur auf bestimmte Einflüsse (Reize) mit Empfindung reagieren, und für diese dann hervorragend empfänglich sind, während sie auf andere (inadäquate) Einflüsse gar nicht reagieren. (Die spezifische Disposition der Sinnesorgane.)

Die unter 1) zusammengefassten Erscheinungen bieten dem Verständnis fast weniger Schwierigkeit als die Thatsachen der spezifischen Disposition. Welche Empfindungen durch Vermittlung eines Sinnesorganes ausgelöst werden, das ist zunächst und vor allem bestimmt durch die Natur des Zentralorganes, in welches der Sinnesnerv einmündet, und welches der eigentlich empfindende Teil ist. Es wäre nun denkbar und es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass das Zentralorgan verschieden reagieren, d. h. verschieden empfinden würde, je nachdem ihm von der Peripherie her die eine oder die andere Reizart zugeführt würde (Indifferenz der Funktion, Wundt l. c. p. 235). Die Thatsache, dass trotzdem eine gewisse, oft hochgradige, Beschränkung in der Zahl der Reizarten existiert, welche für einen Sinnesapparat die wirksamen Excitantien darstellen können, erklärt sich unschwer mittelst einer Vorstellung, die, schon wiederholt ausgesprochen (so von E. Hering), erst neuerdings wieder von O. Hertwig (134) nachdrücklich betont und in ihrer Tragweite gekennzeichnet ist, ich meine die spezifische Energie der einzelnen Zelle. Hertwig versteht unter dieser Bezeichnung die Erscheinung, dass „auf die gleiche Reizursache verschiedene Organismen oft in ganz entgegengesetzter Weise gemäss ihrer spezifischen Struktur“ antworten (134 p. 76), dass also die Drüsenzelle anders reagiert, als die Muskelzelle, Ganglienzelle, Epithelzelle, Bindegewebszelle. Als Organismen sind also für diesen Fall auch schon die einzelnen Zellen zu verstehen. Eine Folge der specifischen Energie der Zelle ist es auch, dass eine bestimmte Zellart auf verschiedenartige Reize oft in einer und derselben Weise reagiert, welche Weise eben durch die spezifische, anatomische und chemische Struktur der reagierenden Zelle bestimmt ist. So reagiert eine Muskelzelle auf jeden wirksamen Reiz mit Kontraktion, jede Drüsenzelle mit Sekretion eines bestimmten Stoffes, nie aber umgekehrt. Denken wir uns nun in den Sinnesapparat an irgend einer Stelle eine Zelle eingeschaltet, welche, wie sie auch immer gereizt werden möge, stets mit derselben (physikalischen oder chemischen) Thätigkeit reagierte, so ist es leicht verständlich, wenn der von ihr zentralwärts weiterlaufende Teil des Sinnesapparates stets nur einerlei Art von Erregung zugeführt erhält. Es gelangt eben nicht der Erregungsvorgang der zuerst erregten Zelle durch einfache Leitung ins Gehirn, sondern der Vorgang wird ein oder mehreremale durch Energieverwandlung verändert, manche Reize werden wie von einem Siebe zurückgehalten. Es sei z. B. S eine Sinneszelle, etwa aus dem menschlichen Geschmacksorgan; sie ist umsponnen von der Endauffaserung des Sinnesnerven N, welcher auf der andern Seite im Zentral-



organ in die Ganglienzelle G einmündet. Der Bau des Sinnesorganes möge nun bedingen, dass der von der Oberfläche der Zungenschleimhaut her einwirkende Geschmacksreiz ausschliesslich oder vorzugsweise die Sinneszelle und nicht die Endausbreitung des Nerven trifft. Die Folge der Reizung der Sinneszelle durch den Geschmacksreiz wird eine Thätigkeit der Sinneszelle sein, nehmen wir an, eine chemische Thätigkeit, d. h. die Sekretion eines Stoffes an ihrer ganzen Oberfläche. Der secernierte Stoff nun wird erst den Reiz für das eigentliche Nervenende bilden, mit welchem er, da dasselbe die

Zelle allseitig umspinnt, in ausgedehntem Masse in Kontakt kommen wird. Wie nun die Leberzelle stets Galle, die Nierenzelle Harn secerniert, so wird die Sinneszelle auch ihren spezifischen Stoff haben, den sie ausscheidet, und welcher es bedingt, dass das Nervenende, wie auch immer ursprünglich die Sinneszelle erregt worden war, in monotoner Weise stets denselben Reiz zugeführt erhält; die Folge ist eine spezifische Empfindung des Sinnesapparates.

Die soeben gemachten Annahmen enthalten nichts unmögliches oder auch nur fernliegendes. Sie stellen vielmehr nur eine speziellere Fassung des alten J. Müller'schen Satzes dar, dass wir nicht die Zustände der Aussenwelt empfinden, sondern die Zustände in unsern Sinnesorganen, unterstützt durch unsere neuesten Erfahrungen über den Modus der Nervenendigung in einigen Sinnesorganen.

Am schwierigsten könnte es scheinen, anzunehmen, dass der primäre Reiz gerade die Sinneszelle und erst durch deren Vermittlung den Nerven, und nicht direkt den Nerven treffen sollte. Doch dürfte sich das für die meisten Fälle wohl verstehen lassen. Beispielsweise in der Geschmacksknospe, wo der Nerv mit seinen feinsten Endfasern sich hauptsächlich zwischen den Schmeckzellen eingebettet findet, welch letztere wenigstens mit einer Seite frei an der Oberfläche liegen, ist es sehr erklärlich, wenn der Nerv selbst entweder gar nicht oder nur sehr wenig vom Reiz direkt getroffen wird. In der Retina, lässt sich voraussetzen, wird der Lichtstrahl die durchsichtigen inneren Schichten fast widerstandslos passieren, ohne erregend zu wirken. Im eigentlichen Sinnesepithel aber, welches von den Pigmentzellen mit chemisch sehr leicht veränderlichen Substanzen versehen wird (Sehpurpur etc.), sind die Bedingungen zu chemischer Wirksamkeit des Lichtstrahls und damit zu Reizungsvorgängen gegeben.

Ich gedenke nicht, diese Einzelheiten hier für die sämtlichen Sinne durchzuführen, da sie nicht direkt in die uns hier interessierenden Fragen eingreifen, und die eigentliche Art der Nervenendigung noch vielfach ungenügend bekannt ist. Ich gehe vielmehr jetzt weiter zu der zweiten Gruppe von Erscheinungen auf dem Gebiete spezifischer Sinnesenergien, der Eigenschaft der spezifischen Disposition der Sinnesorgane für bestimmte Reize.

Wie eine solche im Grossen zu stande kommen kann, habe ich oben schon besprochen, und an den Beispielen einiger menschlicher Sinnesorgane durchgeführt. Es erübrigt nur noch auf die schwierigeren Fälle einzugehen, denen wir schon beim Menschen, mehr aber noch bei niedriger stehenden Wesen häufig begegnen, und für welche ich als Beispiel oben die Seitenorgane der Amphibien und Fische anführte. Obgleich in dem Bau dieser und ähnlicher Sinnesorgane zunächst nichts liegt, was für unser Verständnis die Erfolglosigkeit der einen Reizart, die Wirksamkeit der anderen genügend erklärt, bleibt die Thatsache bestehen, dass derartige Sinnesapparate gegen die verschiedenen Einflüsse der Aussenwelt in ungleicher Weise sich verhalten. Eine ähnliche spezifische Disposition hätten nach Hj. Öhrwall die einzelnen Zellen des menschlichen Geschmacksorganes für die verschiedenen Geschmacksqualitäten, nach Helmholtz die empfindenden Elemente der Retina für die verschiedenen Farben. Wie man sich die spezifische Disposition in diesen beiden Fällen zustande kommend denken soll, ist noch völlig unklar. Relativ durchsichtig ist die Sachlage beim Temperatursinne, wenn man über dessen Thätigkeit die von Hering herrührende Auffassung teilt. Die thermischen Endapparate haben in jedem Augenblicke eine Eigenschaft, welche für die durch sie vermittelte Empfindung entscheidend ist, nämlich ihre Eigentemperatur. Berührung mit einem ihnen gleichtemperierten Gegenstande löst in den Endapparaten keine Thätigkeit, somit auch keine Empfindung aus, und wenn die Endapparate infolge eines von aussen einwirkenden Temperaturunterschiedes ihre Eigentemperatur

so geändert haben, dass sie eine der Aussentemperatur gleiche Temperaturerreichen, so werden sie eben damit für die aussen herrschende Temperatur, die bisher für sie einen Reiz darstellte, unempfindlich. Erregt werden sie nur durch einen Unterschied zwischen Eigentemperatur und Aussentemperatur. Wie sich die Erregung äussert, ob, wie Dessoir annimmt, in Ausdehnung bezw. Zusammenziehung des Endorganes, oder in anderer Weise, das kommt für uns hier nicht in Betracht.

Ein zweiter verständlicher Fall von spezifischer Disposition ist derjenige des Auges, besonders mancher Formen desselben, wo der Zusammenhang zwischen Pigmentanhäufung und Lichtabsorption klar ist. Auch dass die einzelnen Hörzellen auf bestimmte Töne reagieren, ist zu begreifen, denn wenn sie auch nicht selbst auf dieselben abgestimmt sind, so ist es doch der zu ihnen gehörige nichtnervöse Teil des Sinnesorganes, die schwingende Basalmembran und vielleicht die Cortischen Bögen.

Am wenigsten zu durchschauen sind die Verhältnisse bei denjenigen Sinnen, die den Hauptgegenstand vorliegender Abhandlung bilden, beim Geruch und Geschmack. Ich habe oben auseinander gesetzt, dass ich nicht annehmen kann, es sei erwiesen, dass der menschliche Riechnerv und ebenso der Geschmacksnerv, bezw. seine Endorgane eine spezifische und ausschliessliche Disposition für den chemischen Reiz besitzen, und dass andersartige Reize stets erfolglos blieben. Ebensowenig erwiesen ist es, dass der Riechnerv mehrere, durch spezifische Disposition von einander verschiedene Arten von Endapparate besitze; auch für den Geschmackssinn ist dies noch nicht zweifellos. Doch darf wohl bezüglich dieser beiden Sinne behauptet werden, dass die Möglichkeit der Existenz von Eigenschaften, welche die einzelnen, zusammen ein Sinnesorgan konstituierenden, Sinneszellen mit spezifischer Disposition für je eine bestimmte Reizqualität versehen, nicht zu leugnen ist. Versucht man sich zurecht zu legen, wie eine solche Eigenschaft zustande kommen könnte, so hätte man wohl daran zu denken, dass die einzelnen Sinneszellen verschiedene chemische Bestandteile enthielten, welche für jede Zellgattung charakteristisch sind, und durch die einzelnen Riech- oder Schmeckstoffe in bestimmter Art zersetzt oder verändert werden. Es müsste zum Beispiel eine für süssen Geschmack empfindliche Zelle eine Substanz enthalten, welche durch alle süssschmeckenden Stoffe in der Weise zersetzt würde, dass aus ihr ein für den Geschmacksnerven als Reiz wirkender Stoff in Freiheit gesetzt wird; bittere Stoffe müssten in dieser Zelle entweder gar keine Zersetzung bewirken, oder eine solche, deren Endprodukte für den Geschmacksnerven keinen Reiz darstellen. Daher dann die spezifische Disposition des (aus Sinneszellen und Nervenendfasern zusammengesetzten) Sinnesorganes für den süssen Geschmack, seine Unempfindlichkeit gegen bittere, sauere etc. Stoffe.

Eine derartige Eigenschaft, welche in der chemischen Zusammensetzung der Sinneszellen besteht, könnte sich natürlich unserer Erkenntnis leicht entziehen, solange diese nur auf mikroskopischer Betrachtung der histiologischen Verhältnisse basiert. Erst feinste mikrochemische Reaktionen könnten hier Aufschluss geben. Wegen der ungeheuren Schwierigkeiten, die solche Untersuchungen bieten würden, fehlt uns ein Thatsachenmaterial, welches einen Einblick in die Vorgänge des Schmeckens und Riechens geben könnte, noch gänzlich. Wir müssen uns daher mit dem Resultate begnügen, dass wir jedenfalls mit der Möglichkeit spezifisch für eine Reizart disponierender Eigenschaften der Sinnesorgane zu rechnen haben, auch wenn uns das Mikroskop solche nicht zeigt. In Würdigung dieser Thatsache darf aus dem Fehlen erkennbarer, spezifisch für eine Reizart disponierender Eigenschaften eines Sinnesorganes nicht ohne weiteres geschlossen werden, dieses Sinnesorgan sei kein spezifisches. Zeigt das Experiment (wie bei dem mehrfach erwähnten Beispiel der Seitenorgane der Fische und Amphibien) Unempfänglichkeit eines Sinnesorganes gegen eine oder mehrere Reizarten, die im allgemeinen als Zellenreize gelten dürfen, so ist

die spezifische Disposition dieses Sinnesorganes für eine bestimmte andere Reizart mit grosser Wahrscheinlichkeit erwiesen.

Dass es aber Gründe für die Annahme gibt, es existieren Sinnesorgane, die, ohne Universalsinnesorgane zu sein, doch nicht nur für eine einzige Reizqualität oder Modalität spezifisch disponiert und empfindlich sind, das hoffe ich im folgenden Abschnitt zu zeigen.

Das Wechselsinnesorgan

oder **gemischte Sinnesorgan** (Häckel.)

Als Wechselsinnesorgane bezeichne ich solche Apparate eines lebenden Wesens, vermittelst deren von dem Wesen mehrere Gattungen von Reizen normalerweise wahrgenommen werden, oder mit anderen Worten: Apparate, die mehreren Sinnen zugleich als Organ dienen.

Das Universalsinnesorgan stellt eigentlich nur eine Unterabteilung des Wechselsinnesorgans dar, indem es das Organ sämtlicher Sinne des Tieres ist, während neben einem Wechselsinnesorgane beim gleichen Tiere noch spezifische Sinnesorgane oder auch noch weitere Wechselsinnesorgane vorkommen können. Der Unterschied des Wechselsinnesorganes gegenüber den spezifischen Sinnesorganen ist der: das erstere hat die Fähigkeit, normalerweise mehrere der Reizarten gleichzeitig oder wechselsweise zur Wahrnehmung zu bringen, welche andernfalls durch mehrere verschiedene spezifische Sinnesorgane percipiert würden.

Seitdem ich vor zwei Jahren behauptet hatte, dass es solche Sinnesorgane gebe, und den Namen „Wechselsinnesorgane" für dieselben vorgeschlagen hatte, ist, wie erklärlich, erst an wenigen Stellen von meiner Anschauung und meinem Vorschlage Notiz genommen worden. In Nro. 7 des VIII. Jahrganges der „naturwissenschaftlichen Rundschau" (1893) kritisiert Rawitz meine Abhandlung über „die niederen Sinne der Insekten." Ich citiere aus genanntem Referate den hierher gehörigen Passus:

„In der Einleitung gibt er eine Definition dessen, was man unter einem Universalsinnesorgane, einem spezifischen Sinnesorgane und einem Wechselsinnesorgane zu verstehen hat. Diese Einleitung ist entschieden der schwächste Teil der Abhandlung und namentlich die Aufstellung eines „Wechselsinnesorganes", d. h. eines Organes, das nicht auf eine einzige Reizart, sondern auf eine Gruppe von verschiedenen Reizformen abgestimmt ist, deren Verschiedenheiten genau erkannt werden sollen, scheint, dem Referenten wenigstens, völlig verfehlt. Was Verfasser Universalsinnesorgan nennt, fällt, soweit in der Abhandlung das klar hervortritt, unter den bekannten Begriff des Gemeingefühls. . . . ."

In dem gleichen Jahrgange genannter Zeitschrift, Nro. 35 referiert R. v. Hanstein über meine Arbeit „Versuche zur Sinnesphysiologie von *Beroë ovata* und *Carmarina hastata*" in welcher ich ebenfalls von Wechselsinnesorganen gesprochen habe.

„ . . . . . Die Beobachtung, dass lauwarmes Wasser den Mundrand zu ähnlichen Bewegungen reizt, wie chemische Reizstoffe, und auch die übrige Körperwand ähnliches zeigt, veranlasst den Verfasser zu der Annahme, dass entweder chemische und thermische Sinnesorgane gleichmässig durch einander verteilt sind, oder aber, dass man es bei den Ctenophoren mit „Wechselsinnesorganen"

(vergl. Rundschau VIII. 91) zu thun habe. Unseres Erachtens läge es hier näher, sich daran zu erinnern, dass auch die viel weiter spezialisierten Nerven höherer Tiere auf Reize ganz verschiedener Art reagieren, dass z. B. der Gesichts- und Gehörnerv rein mechanische Reize ihrer spezifischen Qualität entsprechend zur Empfindung bringen, ohne dass man dabei an ein „Wechselsinnesorgan“ zu denken braucht . . . .“

v. Hanstein hält also die von mir vertretene Auffassung jedenfalls für die nicht nächstliegende, Rawitz hält sie sogar für „völlig verfehlt.“ Sollte dieser Urteilsspruch auf Wahrheit beruhen, so habe ich wenigstens den einen Trost, meinen schweren Irrtum in Gemeinschaft mit Gelehrten begangen zu haben, deren Namen zu den besten in der Wissenschaft zählen. Denn Häckel, Hertwig, Wundt, Simroth u. A. haben in verschiedenen Schriften Äusserungen gethan, welche eine Anschauung zu erkennen geben, ganz ähnlich oder gleich der hier von mir zum ersten Male etwas breiter ausgeführten Hypothese.

Vielleicht war gerade der Umstand, dass ich es, wegen des Charakters meiner früheren Arbeit als einer vorläufigen Mitteilung, unterliess, mich auf sichere Autoritäten zu berufen, mit ein Grund für die geringe Anerkennung, welche meine sinnesphysiologische Anschauung, nach den bisherigen Referaten zu urteilen, gefunden hat. Ich glaube mit der Aufstellung des Begriffes des Wechselsinnesorganes nur einem in der Luft liegenden Begriffe Worte geliehen und das von zahlreichen Autoren gelegentlich Ausgesprochene in festere Form gefasst zu haben. Es wird ein solcher Begriff damit greifbarer, freilich zugleich auch angreifbarer.

Ich unterlasse es, hier alle diejenigen Autoren namhaft zu machen, welche, wenn sie in ihren Schriften auf Sinnesorgane, besonders der niederen Tiere zu reden komme, die Bemerkung machen: dieses oder jenes Sinnesorgan brauche nicht als Organ eines unserer fünf Sinne aufgefasst zu werden, sondern könne ein Organ eines uns unbekannten Sinnes oder auch das Organ verschiedener noch nicht von einander abgegliederter Empfindungen sein. Vielmehr beschränke ich mich darauf, mich auf diejenigen Forscher zu beziehen, bei welchen sich letzterwähnte Ansicht als ein Grundzug ihrer Anschauung darstellt Freilich beurteilen weder diese Forscher die Sinnesphysiologie niederer Tiere in übereinstimmender Weise, noch deckt sich meine Auffassung immer ganz mit der ihrigen, wie sich dies im folgenden ergeben wird.

Jourdan schreibt bei Besprechung des Schmeckvermögens der Coelenteraten: (153 a pg. 131) „Ich glaube sogar, dass es gar keine besonderen, im Dienste dieser Funktion stehenden Nervenendigungen gibt. Die mit starren Wimpern versehenen Stäbchenzellen, welche zum Tasten dienen, können recht gut auch zum Wahrnehmen chemischer Veränderungen dienen und als nervöse Endelemente angesehen werden, welche für das Gefühl und den Geschmack zugleich funktionieren.“

pg. 144. „Mithin sind bei den Gliedertieren die Funktionen des Gefühls, Geschmacks und Geruchs sehr schwer von einander zu trennen und ein und dieselbe Nervenendigung scheint mehreren Sinneswahrnehmungen dienen zu können.“

pg. 153. „Die Tentakeln, welche bei den Weichtieren den beschriebenen ähnliche Papillen besitzen, können möglicherweise Geschmacksorgane sein, aber diese eine Funktion würde andere nicht ausschliessen, die wie etwa das Gefühl neben dem Geschmack zugleich existieren können.“ . . . . „Eine Thatsache indessen, auf welche ich noch einmal die Aufmerksamkeit lenken möchte, können wir den obigen Zeilen entnehmen, nämlich die Unmöglichkeit, die Nervenendigungen für den Geschmack von denen für das Gefühl und den Geruch scharf zu sondern. Oft dient ein und dasselbe Sinnesepithel allen diesen drei Sinnen zugleich und es ist vergebliche Mühe hier unterscheiden zu

wollen. Es gewinnt den Anschein, als ob der Urgefühlssinn noch zwei andere Sinne mit umfasst habe: . . . ." u. s. w.

Nun Leydig:

(192 pg. 312). „Wir müssen demnach annehmen, dass so wenig wie physiologisch zwischen Tasten und Schmecken eine strenge Grenze sich hinzieht, auch morphologisch Tastborsten und Schmeckhaare nicht allerorts auseinander gehalten werden können: sie treten vielmehr dienstleistend für einander ein.

Kaum anders ist das Verhältnis von den Schmeck- zu den Riechorganen" u. s. w.

Diese Worte, einer der neuesten Abhandlungen dieses auf dem Gebiet der Sinnesorgane gewiss vielerfahrenen Forschers entnommen, dürfte als Citat aus seinen Schriften genügen.

In ähnlichem Sinne sprechen sich O. und R. Hertwig aus.

(136 pg. 138). „Indem wir die soeben in ihrer Verbreitung beschriebenen Sinneszellen vom anatomischen Gesichtspunkt aus als indifferente bezeichnen, sind wir zugleich der Ansicht, dass sie auch physiologisch diesen Namen verdienen, insofern sie Eindrücke unbestimmter und allgemeiner Natur dem Organismus übermitteln werden. Wir halten daher dieselben in morphologischer und physiologischer Beziehung für die primitivsten Sinneselemente und erblicken in ihnen die Grundlage, aus welcher sich die spezifischen Sinnesorgane allmälich hervorgebildet haben."

Diesen indifferenten Sinneszellen der Medusen werden spezifische Sinnesorgane (Tast-, Hör- und Sehorgane) entgegengestellt, welche ebenfalls vorkommen und als aus jenen entstanden angesehen werden.

Ranke (250) hat die „Übergangssinnesorgane" sogar zum Gegenstande einer eigenen Abhandlung gemacht. An verschiedenen Stellen spricht er sich im Sinne der bisher citierten Forscher aus; es würde zu weit führen, wenn ich seine diesbezügliche Worte hier alle wiederholen wollte. Nur einen Satz führe ich an:

pg. 143: „Wir werden daher wohl bei der Vergleichung der Sinnesorgane verschiedener Tiere auf Bildungen stossen müssen, welche erst den Anfang einer schärferen Differenzierung erkennen lassen, oder bei denen wir wenigstens den gemeinsamen Ausgangspunkt mit Organen einer anderen spezifischen Energie noch erkennen können."

Da die Arbeit von Ranke die einzige ist, welche sich mit der Modifikation des Empfindens und der Sinne bei niederen Tieren näher einlässt, komme ich auf dieselbe zurück. Die ebenfalls hierhergehörige Anschauung Simroth's bespreche ich im speziellen Teile.

Auch bei Eimer finden sich hierher gehörige Stellen, welche die Anerkennung von Wechselsinnesorganen enthalten. So schreibt Eimer in seiner „Entstehung der Arten" (Jena, G. Fischer 1888) (pg. 358): „Es ist . . . . so viel bestimmt zu sagen, dass bei vielen niederen vielzelligen Tieren einfache Oberhaut- oder doch Tastzellen zur Aufnahme verschiedener Reizqualitäten befähigt sein müssen, wie denn des weiteren Tast- und Schmeck- und Tast- und Riechzellen ineinander übergehen und wie Tastzellen teils zu Sehzellen, teils zu Hörzellen werden, während andererseits die sogenannten Endknospen, welche zumeist zum Schmecken dienen, zu Augen geworden sind, was z. B. B. Grenacher für die Arthropoden dargethan hat. Prachtvoll zeigt sich auch die Umbildung von Tast- oder Tast- und Schmeckorganen in Augen bei Egeln. Wir sind selbstverständlich bei niederen „stumpfsinnigen" Tieren nicht so leicht in der Lage zu entscheiden, ob und in wie weit sie für Schmeck- und Riechreiz empfänglich sind und noch weniger, ob sie beide von Tastreizen unterscheiden. Aber

so viel scheint mir eben nach vielfachen eigenen Untersuchungen und Beobachtungen unzweifelhaft, dass ursprünglich eine und dieselbe Zelle für verschiedene Sinnesreize empfänglich ist, wie z. B. thatsächlich manche augenlose Tiere, Insektenlarven und Würmer, offenbar durch ihre Oberhautzellen für das Licht empfindlich sind, und zwar scheint dasselbe wie ein schmerzhafter Tastreiz auf sie zu wirken."

pg. 359. „Am längsten werden offenbar Tast-, Riech- und Schmeckempfindungen durch dieselben Zellen zugleich vermittelt und dessbalb sucht man vergebens bei vielen niederen Vielzelligen getrennte Organe für diese Qualitäten."

Auch die Worte eines Forschers, dessen Untersuchungen auf einem von denjenigen der bisher citierten Autoren wesentlich abweichenden Gebiete sich bewegen, habe ich hier anzuführen, nämlich Worte von Wundt, welche beweisen, dass auch ihm die von mir als Wechsel- und Universalsinnesorgane bezeichneten Begriffe für seine „Entwicklung der Sinnesfunktionen" (in: Grundzüge der physiologischen Psychologie I) unentbehrlich sind. Wundt sagt u. A. (pg. 289) „Schon früher wurde bemerkt, dass bei jenen niedersten Wesen, deren Leibesmasse aus Protoplasma besteht, sichtlich diese kontraktile Substanz zugleich der Sitz der Empfindungen ist . . . . . Bei der Gleichartigkeit des Protoplasmas werden hier die Empfindungen als höchst gleichförmige vorauszusetzen sein, und wir werden annehmen dürfen, dass diejenigen äusseren Reize, welche die Bewegungen des Protoplasmas anregen, zugleich die Bedeutung von Sinnesreizen besitzen. Dies sind unter den normalen Lebensverhältnissen der Protozoen die Druck-, Temperatur- und Lichtreize. Die beiden ersteren können nicht nur auf die Tastoberfläche des Tieres, sondern auf dessen ganze Leibesmasse einwirken; die Tast- und Gemeinempfindungen scheinen also noch ungetrennt zu sein, während Druck und Temperatur bei der grossen Verschiedenheit der Bewegungen, die sie am Protoplasma verursachen, bereits zu disparaten Empfindungen Anlass geben dürften. Da die thermische Reizung sichtlich mit einer tiefer greifenden chemischen Veränderung der kontraktilen Substanz verbunden ist als die mechanische, so liegt es nahe in dieser doppelten Reizbarkeit des Protoplasmas die Grundlage zu vermuten, von welcher die Entwickelung der mechanischen und der chemischen Sinne ausgeht. Auch chemische und elektrische Reize wirken auf die Protoplasmabewegungen ein. Doch gehören dieselben jedenfalls nicht zu den gewöhnlichen Lebensreizen,[1]) und es ist zweifelhaft, ob sie andere als Druck- und Temperaturempfindungen veranlassen. Am ehesten könnte man annehmen, dass chemische Veränderungen der umgebenden Flüssigkeit, welche die Diffusionsbedingungen für die oberflächlichen Schichten der kontraktilen Substanz verändern, in eigentümlicher Weise empfunden werden, worin ein primitives Aquivalent für die späteren Geschmacks- und Geruchsempfindungen zu sehen wäre. Das Licht wirkt bei den niedersten Protozoen ebenfalls auf das ganze Tastorgan; doch lässt sich die Annahme nicht abweisen, dass die Pigmentflecken an der Körperoberfläche bei manchen Infusorien Vorrichtungen zum Behuf der Lichtabsorbtion darstellen, welche das umgebende Protoplasma für Licht empfindlicher machen und auf diese Weise als einfachste Sehorgane zu deuten sind."

pg. 292. „Wenn von den Wirbellosen bis herauf zu den Arthropoden und Mollusken bestimmte Organe, die der Geschmacks- und Geruchsempfindung dienen, nicht nachzuweisen sind, so dürfte der Grund eben darin liegen, dass gewisse empfindlichere Tastwerkzeuge zugleich durch Ge-

[1]) Dieser Satz Wundts kann offenbar neben den oben erwähnten Resultaten Pfeffers, Stahls u. A., welche ein hochgradig ausgebildetes Schmeckvermögen bei Protisten beweisen, nicht zu recht bestehen. Die chemischen Reize sind in ihrer vitalen Bedeutung den andern drei Reizarten (Druck, Temperatur, Licht) unbedingt gleichzusetzen.

ruchs- und Geschmackseindrücke in eigentümlicher Weise erregt werden." . . . „So deutet man denn in der That manche cilientragende Tastzellen der Wirbellosen oder gewisse vorzugsweise bei der Nahrungssuche beteiligte Tasthaare, wie sie bei den höheren Mollusken in der Nähe der Atmungsorgane, bei den Insekten an den Antennen vorkommen, als Geruchsorgane. Wo aber selbst der Beginn einer solchen Differenzierung noch nicht nachzuweisen ist, da dürften die mit hoher Tastempfindlichkeit begabten Fühlfäden der niederen Wirbellosen zugleich mehr als andere Stellen der Hautoberfläche chemischen Einwirkungen zugänglich sein und auf diese Weise als Riech- und Geschmacksorgane funktionieren."

Als letzten, aber nicht als den geringsten Zeugen führe ich Häckel an; und zwar findet sich die charakteristischste hierher gehörige Stelle in seiner Monographie der Geryoniden. Sie erschien mir so wichtig, dass ich sie an die Spitze meiner Abhandlung gestellt habe. Indem ich auf diese Stelle zurückweise, schliesse ich hier noch ein Citat aus einer populären Schrift (125) desselben Autors an, wo er sich in ähnlichem Sinne ausspricht.

(pg. 29). „Es ist daher wohl möglich, dass die sehr verbreiteten haartragenden Sinneszellen, die wir auf der Hautoberfläche niederer Tiere antreffen, zum grossen Teil nicht bloss einfache Tast- und Wärmeempfindungen, sondern auch Schallwahrnehmungen vermitteln, dass sie bereits Anhänge von Hörorganen sind." . . . . „Die grosse Schwierigkeit der wir schon hier begegnen, einfache Tastorgane von den ersten Anfängen wirklicher Hörorgane zu unterscheiden, ist von hohem Interesse. Denn es zeigt sich gerade hierin die nahe Verwandtschaft der verschiedenen Sinnesempfindungen, und es wird dadurch erklärlich, wie sich die höheren differenten Sinne ursprünglich aus dem niederen indifferenten Gefühl der äusseren Haut haben entwickeln können. Dieselbe Schwierigkeit tritt uns bei vergleichender Betrachtung der anderen Sinne entgegen und findet auch hier dieselbe stammesgeschichtliche Erklärung.

Namentlich mit Bezug auf die beiden chemischen Sinneswerkzeuge, Geschmacks- und Geruchsorgan, sind wir nicht im stande, bestimmte Angaben über ihre charakteristische Beschaffenheit und ihre Abgrenzung von indifferenten Tastorganen zu machen."

Mit vorstehenden Citaten glaube ich zur Genüge dargethan zu haben, dass der Begriff, den ich mit dem Namen „Wechselsinnesorgan" bezeichne, nicht aus der Luft gegriffen, sondern von zahlreichen Autoren bei ihren Untersuchungen über Sinneswerkzeuge niederer Tiere als zu recht bestehend angenommen ist, wenn er auch bis jetzt noch keine ausführliche und zureichende Begründung erfahren hat und namentlich eine zusammenhängende Behandlung des Gegenstandes gänzlich fehlt.

Ich habe oben zusammengestellt, was wir über die Sinnesäusserungen einzelliger Wesen wissen, und wir fanden dabei, dass dieselben auf mehrere von einander weit abweichende Reizarten so deutliche und charakteristische Reaktion zu erkennen geben, dass wir alles Recht haben, bei diesen Wesen von der Existenz mehrerer Sinne zu sprechen, freilich mit dem Vorbehalt, dass hier der Begriff „Sinn" vielleicht etwas anders zu fassen sei, als bei höheren Tieren. Bei vielen Protisten kann man durchaus keinem Teile des Zellteiles eine besondere Disposition für Reizaufnahme überhaupt zuschreiben, bei anderen Arten sind es die Fortsätze des Protoplasmakörpers, welche vermöge einer besonders geeigneten Struktur vorzugsweise der Perception von Sinnesreizen dienen. Ein Unterschied in der Empfindlichkeit gegen die einzelnen Reizarten ist nicht zu bemerken und auch höchst unwahrscheinlich; wir konnten daher, an den von Häckel gebrauchten Ausdruck uns anlehnend, das — durch die Körperoberfläche repräsentierte — Organ der sinnlichen Empfindungen mit gutem Grunde

als „Universalsinnesorgan“ bezeichnen. Es ist bekannt, dass nach der Annahme zahlreicher Forscher die Pigmentflecken, welche manche Protisten besitzen, als Organ der Wahrnehmung von Licht- und Wärmewellen funktionieren sollen, eine Annahme, die wir als unbewiesen aber immerhin wahrscheinlich bezeichnen können. Damit wäre schon neben das Universalsinnesorgan eine Art von spezifischem Sinnesorgan getreten. Da indessen auch zahlreiche pigmentlose Protisten das Licht empfinden, kann sehr wohl auch bei jenen mit Pigmentfleck versehenen das übrige pigmentlose Protoplasma noch die Fähigkeit der Lichtempfindung haben, und jener Fleck würde dann nur ein Mittel zur Verfeinerung der Lichtempfindlichkeit darstellen.

Die Annahme von Universalsinnesorganen in der soeben kurz wiederholten Bedeutung bei einzelligen und nervenlosen mehrzelligen Tieren darf ich wohl als in der Sache selbst fast allgemein anerkannt voraussetzen und nur über die Art, wie man die Reaktionen dieser Art benennen soll, könnten Zweifel bestehen. Meine Meinung ist nun die: Es ist höchst unwahrscheinlich, ja kaum denkbar, dass phylogenetisch aus diesen universalen Sinnesorganen gleich das spezifisch differenzierte Sinnesorgan mit nur einer adäquaten Reizmodalität entstanden sein sollte. Es muss vielmehr eine Zwischenform geben, welche zwar die Fähigkeit, alle Reizarten zur richtigen Deutung zu bringen, eingebüsst hat, aber immer noch auf eine Mehrheit von Reizen abgestimmt ist. Diese Annahme scheint mir die notwendige Konsequenz der phylogenetischen Entwicklung der Organismen überhaupt zu sein. Es ist schon vielfach ausgesprochen worden, dass die spezifischen Sinnesorgane sich aus dem universalen Sinnesorgane der Protisten und demjenigen, welches im Ektoderm oder „Sinnesblatt“ (Remak) der Gasträaden verkörpert ist, heraus entwickelt habe (Eimer, Häckel, Hertwig.) Wie indessen diese Entwicklung zu denken sei, welche Stufen sie durchlaufen habe — da sie doch nicht in einem einzigen Sprunge vom Universalsinnesorgan zum spezifischen Sinnesorgane geschehen sein kann — darüber finden sich bei allen den genannten Autoren mit Ausnahme Ranke's eigentlich nur kurze Andeutungen.

Ranke äussert sich, bei Gelegenheit der Besprechung des Hirudineenauges, wie folgt: Er erwähnt zunächst, dass die Augen des Blutegels vom Reize schmeckender Substanzen wie von Berührungen so gut wie die übrige Sinnesorgane am Mundrande getroffen werden müssen. (pg. 160.) „Müssen wir nun daraus schliessen, dass das Sehorgan des Egels nicht nur Gesichtsempfindungen zu vermitteln, sondern wenigstens gelegentlich auch noch zwei anderen von der ersteren und unter einander selbst verschiedenen spezifischen Energien zu dienen vermag? Ich glaube, dass eine andere Anschauung mehr Berechtigung besitzt.“

Diese andere Anschauung gipfelt nun darin, dass Ranke annimmt, „dass die Gesichtsempfindung des Blutegels, seinen Lebensbedingungen angepasst, noch etwas von einer Tastempfindung und Geschmacksempfindung an sich trägt.“ Ranke hebt hervor, dass die verschiedenen Sinnesempfindungen auch beim Menschen noch zuweilen nahe Beziehungen aufweisen, und dass sie als aus gemeinsamer Grundlage, dem Gemeingefühl, hervorgegangen zu denken sind.

Ich kann die Gegenüberstellung dieser beiden Anschauungen und die Bevorzugung der letzteren vor der ersteren nicht zutreffend finden. Was soll damit gesagt sein: Die Gesichtsempfindungen des Egels haben etwas von der Tastempfindung an sich? Die absolute Qualität der Empfindungen dieser Tiere bleibt uns ja gänzlich verschlossen, wir können bestenfalls über die Beziehungen der verschiedenen psychischen Reaktionen zu einander einige Klarheit gewinnen; und da scheint mir nun doch die Hypothese nicht haltbar, dass die Empfindungen der einzelnen Sinne bei niederen Tieren

sich nur nach Gefühlen der Lust und Unlust unterscheiden lassen, wie Ranke an einer andern Stelle will. Ob ein Egel an seinem Munde von einem Geschmacksreiz, einer Berührung, oder einem Lichtstrahle getroffen wird, das, glaube ich, unterscheidet er mit Sicherheit. Mit der Scheidung in Lust- und Unlustgefühle kommen wir hier nicht zum Ziele. — Ich komme auf diesen Punkt nach Erörterung einiger nötiger Vorfragen unten zurück.

Mit wenigen Worten habe ich noch die Wahl meines Namens „Wechselsinnesorgan" zu begründen, namentlich die Bevorzugung dieses Namens gegenüber den von Ranke und Häckel gebrauchten Ausdrücken „Übergangssinnesorgan" bezw. „gemischtes Sinnesorgan."

Ranke giebt in seiner Abhandlung keine eigentliche Definition dessen, was er Übergangssinnesorgan nennt, ja er verwendet diese Namen sogar nur in der Überschrift seiner Arbeit, im Texte selbst nicht. Nun geht freilich seine Fassung des Begriffes aus seinen Worten, speziell auch den oben citierten, klar hervor; wenn aber auch die soeben berührte Differenz in der prinzipiellen Auffassung Ranke's und der meinigen nicht bestände, hätte ich doch aus einem anderen Grunde Bedenken, den von Ranke gewählten und sehr passenden Namen auch für meine Zwecke zu verwenden: desshalb nämlich, weil unter den von Ranke besprochenen zwei Beispielen das eine sicherlich, das andere vielleicht nicht unter den Begriff des „Wechselsinnesorganes" fällt. Bei dem Gehörorgan der Acridier halte ich durch seine Bauart einen Funktionswechsel, das Funktionieren als Organ mehrerer Sinne für ganz ausgeschlossen, halte es also für ein wohl entwickeltes spezifisches Sinnesorgan. Beim Egel ist es mir ebenfalls recht fraglich, ob seine Augen noch nebenbei Tast- und Geschmacksorgane sind. Aus diesem Grunde halte ich es für verwirrend und desshalb unzweckmässig, den von Ranke benützten Namen auf den Begriff, wie ich ihn fasse, zu übertragen.

Mit Häckel glaube ich bezüglich der Auffassung der Funktion niedrig entwickelter Sinnesorgane, soweit er sich in dieser Frage geäussert hat, übereinzustimmen. Häckel nennt „gemischte Sinnesorgane" solche, welche verschiedene Arten von Sinnesempfindungen, natürlich in unvollkommener Ausbildung, zu vermitteln vermögen. (126 pg. 118.) Der Begriff deckt sich somit mit demjenigen des Wechselsinnesorganes. Ich zog trotzdem den letzteren Namen vor, erstens weil er kürzer ist und dem „Universalsinnesorgan" besser entspricht, und zweitens, weil der Ausdruck „gemischtes Sinnesorgan" sprachlich und begrifflich etwas anfechtbar gefunden werden könnte.[1]) Auf einen weiteren Grund, der mich gerade die Bezeichnung Wechselsinnesorgan wählen liess, komme ich weiter unten zu sprechen.

Ich möchte wohl wissen, wie Rawitz, der meine Deduktion so scharf verurteilt, v. Hanstein und etwaige andere Gleichgesinnte, sich das spezifische Sinnesorgan entstanden denken. Irgend eine Entstehungsart muss man sich doch vorstellen.[2]) Sollten die ersten Sinnesorgane, die bei Meta-

---

[1]) Das Sinnesorgan ist ja jedenfalls nicht gemischt, sondern höchstens könnte das von den Empfindungen gesagt werden, die es vermittelt.

Häckel's Bezeichnung betrachtet mehr die Möglichkeit gleichzeitigen Zustandekommens verschiedenartiger Reizungen, meine mehr das abwechselnde Funktionieren im Dienste bald dieses, bald jenes Sinnes.

[2]) Man scheint sich aber hierüber zuweilen überhaupt keine Gedanken zu machen. Die Sätze der menschlichen Physiologie werden ohne weiteres, nicht selten noch unrichtig gefasst, auf die niederen Tiere übertragen. Das Resultat kann kein gutes sein.

Wie sonderbar anthropomorphisierend sie handeln, dessen sind sich diejenigen Forscher wohl kaum bewusst

zoen auftraten, gleich spezifische gewesen sein? Sollte vom Universalsinnesorgane, falls dieses wenigstens anerkannt wird, ein Sprung direkt zu jenen gemacht sein, ohne dass sich Zwischenglieder einschoben?

Schon zu der Zeit, als Häckel zum ersten Male von „gemischten Sinnesorganen“ sprach (1866), gab es keinen Grund, welcher die Annahme derartiger Zwischenformen, wie sie eben Häckel in den Sinnesorganen der *Geryoniden* fand, unmöglich oder auch nur unwahrscheinlich gemacht hätten, und auch jetzt ist es nicht anders. Häckel konnte freilich nur Vermutungen aufstellen, weil ihm kein experimentelles Beobachtungsmaterial zur Verfügung stand, auf das er sich hätte stützen können. Unter dem gleichen Übelstande leiden noch fast alle jene Abhandlungen, die ich oben als Zeugnis für die weitgehende Anerkennung, welcher sich der Begriff des Wechselsinnesorganes erfreut, angeführt habe. Zahlreiche Forscher haben uns schon seit lange mannigfache Kenntnisse in der Anatomie der Sinneswerkzeuge niederer Tiere verschafft; neue Methoden und neue Objekte haben gerade in den letzten Jahrzehnten in dieser Hinsicht bedeutend gefördert, und endlich beginnt auch die experimentelle Physiologie fruchtbringend und wirksam in die Fragen einzugreifen. Freilich zeigte sich hierbei zunächst eine sonderbare Erscheinung. Die Versuche, die z. B. über den Geruchssinn der Insekten angestellt worden sind, sind äusserst zahlreich, führten aber die verschiedenen Forscher zu ganz ungleichen Resultaten. Ebenso ging es auf Nachbargebieten. Die Versuche litten eben an dem Fehler, dass sie angestellt waren in der Absicht, die „fünf Sinne“ des Menschen bei allen Tieren nachzuweisen. Jetzt erst beginnt man den Fehler, der hierin liegt, mehr und mehr einzusehen: man erkennt, dass die Versuchsergebnisse auf andere Verhältnisse bezüglich der Sinne niederer Tiere hindeuten, als man sie von der menschlichen Sinnesphysiologie her gewohnt ist. Die Versuchsergebnisse werden mit einem Male verständlicher, sowie man die Möglichkeit berücksichtigt, dass die Verteilung der Sinne auf die Sinnesorgane bei niederen Tieren eine andere sein könne als beim Menschen, dass ein Sinnesorgan mehrerlei Sinnen als Organ dienen könne. Es ist auffallend, dass diese Vorstellung, die so lange schon von morphologischer Seite vielfach vermutungsweise ausgesprochen war, bei so vielen Autoren, welche die experimentelle Sinnesphysiologie betrieben, unterdrückt blieb; und doch war sie es, die allein die Entscheidung bringen konnte.

Von den Forschern, die ich oben citierte, verfügt nur Jourdan schon über ein, freilich nur in der Litteratur gesammeltes Beobachtungsmaterial mit breiterer Grundlage, und gerade er tritt mit Entschiedenheit für das Vorkommen von wenig differenzierten Sinnesorganen hoch hinauf in der Reihe der wirbellosen Tiere ein.

Ich habe schon in einigen früheren Publikationen zu dieser Frage Beiträge gegeben, welche in vorliegender Abhandlung vermehrt werden sollen. Insbesondere meine Versuche an Actinien und an Beroë scheinen mir geeignet, das Vorkommen von Wechselsinnesorganen sehr wahrscheinlich zu

welche zwar zugeben, Tastsinn und Temperatursinn könnten in den Hautsinnesorganen niederer Tiere wohl vereinigt sein, dagegen für den chemischen und den Lichtsinn seien besondere spezifische Organe zu suchen. Wie kommt es, dass gerade Wechselsinnesorgane des mechanischen und thermischen Sinnes so vielfach angenommen werden? Etwa weil die Empfindung der Wärme und Kälte den Tasteindrücken verwandter wären, als den übrigen Sinneseindrücken (Geschmack)? Keineswegs, denn die einfache Selbstbeobachtung zeigt, dass dies nicht zutrifft. Wärmeempfindung ist von Berührungsempfindung nicht weniger verschieden, als von Geschmacksempfindung. Nein, einzig und allein die Übereinstimmung in der Lokalisation jener beiden Sinne beim Menschen ist es, welche diesen eigentümlichen Einfluss auf das Urteil so zahlreicher Forscher gehabt hat. Dass aber die Übertragung dieser gewissermassen zufälligen gleichen Verteilung von Tast- und Wärmeorganen beim Menschen auf die Tiere nicht genügend begründet ist, liegt auf der Hand.

machen, indem sie zeigten, dass bei jenen Tieren chemischer, thermischer und mechanischer Sinn an den gleichen Stellen des Körpers lokalisiert sind.

Man kann nun einwenden, diese und ähnliche Versuche beweisen indessen meine Behauptung nicht, da sie nur die Sinnesempfindlichkeit bestimmter Körperstellen für verschiedene Reizarten zeigen, nicht aber den Beweis liefern, dass nun auch wirklich eine und dieselbe Gattung von Sinneszellen hiebei in Thätigkeit trete. Es könnten ja auch in einem solchen Bezirke des Körpers verschiedenerlei Sinneszellen, mit getrennten spezifischen Energien versehen, durcheinander gemengt stehen. Sie könnten selbst für den durch's Mikroskop beobachtenden unter einander gleich erscheinen und doch innerlich, vielleicht in ihrer chemischen Struktur, verschieden sein.

Ist nun diese Annahme wahrscheinlicher, oder jene, nach welcher die Sinneszellen unter sich annähernd gleichartig und alle mit der Fähigkeit begabt sind, durch verschiedenerlei Arten von Reizen in bestimmte, normale Erregungszustände zu geraten?

Für die erstere Annahme kann, wie ich glaube, nur die Analogie der Sinneswerkzeuge höherer Tiere angeführt werden, bei welchen eine zweifellos spezifische Disposition sich ausgebildet hat und bei denen trotzdem oft mehrere Reizmodalitäten erregend wirken können, dabei freilich immer nur die eine, die spezifische Sinnesempfindung erzeugend. So könnte z. B. in den Tentakeln der Actinien eine spezifische Disposition der Sinneszellen für eine Reizart, etwa für Geschmacksreize vorgebildet sein, während die Berührung und die Wärme inadäquate Reizungen darstellten, und gewissermassen nur zufällig wirksam wären. Oder die einen Sinneszellen könnten Geschmacksorgane, die zweiten Temperatur-, die dritten Tastorgane sein.

Gegen diesen Analogieschluss von den höchsten auf die niederen Tiere lässt sich nun aber sogleich ein entgegengesetzter Analogieschluss stellen von den niedersten Wesen, den Protisten und nervenlosen Metazoen (vom Gasträadentypus) auf die zwar mit Nerven versehenen, aber noch immer niedrig stehenden Metazoen, wie etwa die als Beispiel angeführten Actinien. Wir sahen, dass schon einzellige Organismen, also Geschöpfe ohne besondere Sinnesorgane zu mancherlei Sinneswahrnehmungen, zum Teil sogar in sehr feiner und ausgebildeter Weise befähigt sind. So gut dem Protoplasma dieser Zellen universale Sinnesthätigkeit eigen ist, so gut, sollte ich meinen, kann dies auch noch bei Zellen der Fall sein, welche Glieder eines grösseren Verbandes geworden sind, ohne dabei den Connex mit der Aussenwelt aufzugeben. Solche Zellen sind die Sinneszellen, besonders die in der Haut, unmittelbar an der Oberfläche gelegenen. — Also ein Analogieschluss gegen den anderen!

Doch es giebt bessere Gründe für die Annahme von Universal- und Wechselsinnesorganen. Wenn man, wie von Hanstein bezüglich meiner Versuche an Beroë, annimmt, die Reizbarkeit z. B. des Eimerschen Sinnesorganes am Mundrande von Beroë durch mechanische, thermische und chemische Einflüsse sei der Thatsache parallel zu setzen, dass auch das menschliche Auge auf Druck und Elektrisierung mit Empfindung reagiert, so wird dabei offenbar vorausgesetzt, eine der verwendeten Reizarten (oder eine andere, unbekannte) sei der eigentliche, adäquate Reiz für jenes Organ, die übrigen wirksam befundenen Reizarten dagegen erregen in abnormer Weise die Sinneszellen oder die Nerven selbst. Es wird in solchen Fällen mit Vorliebe darauf hingewiesen, dass chemische Agentien, z. B. Ammoniakdämpfe, die Conjunctiva des menschlichen Auges zu reizen vermögen, ohne dass diese ein für chemische Sinnesthätigkeit bestimmtes Sinnesorgan darstellen. Man denkt dann daran, die reizenden Flüssigkeiten oder Dämpfe könnten zwischen die Epithelzellen eindringen, diese selbst vielleicht schädigen, und zu den Nervenfasern oder deren Endorganen dringen und sie in einer Weise reizen, die weder für die Nerven noch für die Endapparate als normal bezeichnet werden könne.

Ich gebe zu, dass dieser Vorgang nicht selten bei Reizversuchen an Sinnesorganen vorkommt und zuweilen Täuschungen bewirkt. Diese Versuche müssen eben mit der nötigen Kritik ausgeführt und beobachtet werden. So habe ich z. B. es niemals als ein Zeichen von Schmeckvermögen der Haut von Beroë angesehen, dass sie gegen verdünnte Salzsäure und concentrierte Pikrinsäure empfindlich ist. Für wichtig und bemerkenswert halte ich es dagegen, wenn Chinin, Strychnin, Vanillin und andere für die Epithelgewebe unschädliche Stoffe erregend wirken, noch dazu in so hochgradiger Verdünnung, wie ich es z. B. beim Vanillin bemerkte. Um durch derartige Stoffe erregt zu werden, dazu gehört eben schon eine besondere Empfänglichkeit für chemische Reize. Bemerkenswert scheint mir aber vor allem folgendes. Sollten diese genannten Substanzen doch etwa die Fähigkeit haben, in abnormer Weise die Nervenstämme oder die Tastorgane (im engeren Sinne) zu erregen, so wäre es sehr wunderbar, dass sie dies bei einer Tiergattung thun, bei ähnlich organisierten anderen Familien dagegen nicht. Beruhte z. B. die Reaktion der Beroë auf Vanillin, Chinin u. s. f. auf abnormer Reizung von Tastorganen oder Nerven, so wäre es gar nicht zu verstehen, dass diese Mittel, die also sehr eingreifend wirken müssten, an der Medusenhaut (z. B. bei Carmarina hastata) und an der Haut der Actinien so ganz wirkungslos, wie Wasser, abfliessen, und bei Carmarina nur die Randfäden, bei Actinien nur die Tentakel reizen. Gerade auch die Thatsache, dass Geschmack, Wärme und Berührung die Tentakel der Actinien und das Eimersche Organ bei Beroë reizen, an den Randfäden (Tentakeln) der äusserst sensiblen Carmarina dagegen die Empfindlichkeit nur für chemische Reize ausgebildet ist, für thermische Reize mässigen Grades dagegen fehlt, spricht in meinen Augen ganz entschieden für die Existenz eines deutlich ausgebildeten, nicht zwecklosen und nicht zufälligen Schmeckvermögens und Temperatursinnes in jenen ersten Fällen. Bei Carmarina haben sich die Randfäden mehr spezialisiert, indem sie nur auf chemische Reize und auf Erschütterung, nicht aber auf Wärme und Berührung reagieren.

Ähnliche Beispiele giebt es in Menge. Die Haut mancher Meeresschnecken *(Aplysia, Pleurobranchus)* ist sehr empfindlich für chemische und andere Reize. Dass dies aber nicht eine zufällige und zwecklose Eigenschaft der Schneckenhaut überhaupt ist, scheint mir daraus hervorzugehen, dass sie bei den von mir geprüften Süsswasserschnecken fehlt oder wenigstens höchst gering entwickelt ist. Man könnte ja denken, die weiche schleimige Schneckenhaut sei für chemische Reize überhaupt sehr durchlässig. Dass dies nicht der Fall ist, zeigen Limnaeus, Planorbis und einige andere Schnecken, indem sie eine gegen ziemlich starke chemische Reize unempfindliche Haut besitzen. Wirklich widerstandsfähiger und fester ist ihre Haut dabei keineswegs als die der Meeresschnecken, sondern der Unterschied muss wohl in der Empfindlichkeit der Sinneszellen liegen.

Einige Fälle giebt es, wo man in der That sehr zweifelhaft sein kann, ob man hier ein für mehrere Reizarten abgestimmtes Wechselsinnesorgan oder ein spezifisches Sinnesorgan vor sich hat, für welches zufällig ein auffallend stark wirksamer inadäquater Reiz gefunden worden ist. Zu diesen zweifelhaften Fällen zähle ich die von mir an der Haut von Haifischen beobachtete Erscheinung hochgradiger Empfindlichkeit für gewisse schwache chemische Reize bei Unwirksamkeit anderer, aber ebenfalls chemischer Reize, worauf ich unten näher einzugehen haben werde.

Als gute Beispiele für Wechselsinnesorgane betrachte ich die Hautsinneswerkzeuge vieler Würmer, z. B. der Blutegel und Regenwürmer. Die Hautsinneszellen sind hier, wenigstens teilweise, zu Knospen zusammengeordnet. Diese Knospen sind jedoch nicht, wie zuweilen angenommen wird, spezifische Geschmacksorgane, sondern sie besorgen zugleich die Funktionen des nachweisbar vorhandenen Tast- und Temperatursinnes. Die Lichtempfindung, die beim Regenwurm noch an die

indifferenten Hautsinneszellen geknüpft erscheint, hat beim Egel besondere Organe, Augen, erhalten, womit nicht ausgeschlossen ist, dass auch noch die Knospen der Egelhaut Licht wahrzunehmen vermögen, die Augen also nur Stellen gesteigerter Lichtempfindlichkeit sind. Weniger leicht zu durchschauen sind die Verhältnisse bei den höchsten Vertretern der wirbellosen Tiere, den Arthropoden, speziell den Insekten. Anstatt der monotonen Gleichförmigkeit der Hautsinnesorgane der Coelenteraten, Würmer und Schnecken treffen wir hier ausserordentlich mannigfaltige Formen an, und zwar oft mehrere verschiedene Formen bei einem und demselben Tiere, z. B. an den Fühlern. Wenn nun die Fühler als Organe mehrerer Sinne sich herausstellen, ist damit noch keineswegs gesagt, dass die einzelnen auf ihnen sich findenden Endapparate Wechselsinnesorgane sein müssten; sie könnten eben so gut spezifische Sinnesorgane mit konstanter Funktion sein, welche sich in die verschiedenen Sinneswahrnehmungen teilen. Durch Vergleichung einer grossen Zahl von Insektensinnesorganen und genaue Berücksichtigung der Verhältnisse bin ich aber doch dahin gekommen, die schon von anderen Autoren vermutete Fähigkeit des Funktionswechsels auch bei Insekten, überhaupt Arthropoden, anzunehmen. Doch kommen hier zweifellos selbst unter den Hautsinnesorganen schon spezifische Anpassungen vor, zum Teil in einer ausserordentlich hübschen und durchsichtigen Weise. Dies gilt z. B. von den gefiederten und ruderförmig verbreiterten Haaren mancher Wasserinsekten und Krebse, welche in eklatanter Weise die Bestimmung zur Wahrnehmung des Wasserwiderstandes haben. Andere Sinnesorgane bei Insekten und Krebsen haben neben deutlicher Anpassung an eine bestimmte Funktion offenbar noch eine zweite untergeordnete, aber doch wohl unentbehrliche Funktion, der sie dienen können. Die Geschmacksorgane der Insekten können z. B. durch Funktionswechsel als Tastorgane funktionieren, die Geruchsorgane als Temperaturorgane, die Tastorgane als Hörorgane. Indem, wie erwähnt, bei den Insekten oft kleine, scheinbar geringfügige Modifikationen an den Hautsinnesorganen eine Tendenz zur Anpassung an eine bestimmte Funktion, zur Spezialisierung verraten, bieten gerade sie Gelegenheit zu einer besonders interessanten und wichtigen Beobachtung. Ich habe die Thatsache, auf die ich mich hier beziehe, früher schon als „phylogenetischen Funktionswechsel"[1]) dem in jedem Augenblicke möglichen Funktionswechsel beim Individuum gegenübergestellt (vergl. 216 pg. 14.) Ich führe einige diesbezügliche Sätze meiner früheren Abhandlung hier an: „Mit der Fähigkeit der Hautsinnesorgane der Insekten, die Funktion wechseln zu können, hängt eine weitere bedeutungsvolle Eigenschaft des Systems der Sinnesorgane bei denselben zusammen. Wenn ein Sinnesorgan bei einer Insektenspezies bald zum Riechen, bald zum Tasten dienen kann, ist es leicht verständlich, wenn bei zwei anderen Arten, welche sich phylogenetisch von jener ableiten, eine Teilung in der Weise stattfand, dass das Organ bei der einen Art nur noch riechen, bei der anderen nur noch tasten kann. Aus den dünnwandigen Haargebilden der Insektenfühler, welche allgemein als Riechorgane gelten, kann durch eine sehr geringe Modifikation im Bau, nämlich durch Verdickung der Chitinmembran, ein Organ werden, das zwar wohl noch tasten, nicht aber riechen kann. Auf der anderen Seite wird dadurch, dass das Sinneshaar in eine Grube versenkt wird, seine Dünnwandigkeit aber beibehält, ein Organ geschaffen, welches noch zu riechen im stande ist, aber nicht zum Tasten verwendet werden kann.

---

[1]) Die Aufstellung dieses Begriffes war mit ein Grund für mich, die Bezeichnung „Wechselsinnesorgan" dem von Häckel gelegentlich benützten Namen „gemischtes Sinnesorgan" vorzuziehen, indem ich Gewicht darauf lege, dass die Funktion nicht nur beim Individuum „wechselt", sondern dass sie auch in der Phylogenese „wechselt." Der Ausdruck „gemischt" würde hier nicht passen.

Und dieser (phylogenetische) Funktionswechsel vollzieht sich offenbar nicht etwa im Verlaufe einer langen Entwicklungsreihe, wo es ganz erklärlich wäre, wenn eine Umgestaltung des Nervensystems parallel mit derjenigen der Form der Sinnesorgane vor sich gienge, sondern bei der Umbildung verhältnismässig sich nahe stehender Arten. Ja auch innerhalb der Art ist die Funktion noch keine feste. An Stellen, wo regelmässigerweise ein Riechhaar stehen sollte, kann bei einem einzelnen Individuum durch eine Art zufälliger Rückschlagsbildung ein Fühlhaar treten; die beiden Arten der Sinneshaare können sich also als Endapparate eines Nervenstammes vertreten, was sicher nicht möglich wäre, wenn der zu dem Sinnesorgane gehörige Nerv und Zentralapparat phylogenetisch Anpassung an nur eine Reizart gewonnen hätte.

Das Auge ist für den Maulwurf fast wertlos, aber es wandelt sich nicht in ein feines Tastorgan um, sondern es wird nur schwach entwickelt. Die Differenzierung und Anpassung ist schon zu weit vorgeschritten, als dass eine Funktionsänderung noch möglich wäre. Teilweise aus demselben Grunde wandelte sich das Riechorgan der Cetaceen bei deren Anpassung an's Wasserleben nicht in ein Schmeckorgan um, welches im Wasser funktionieren kann. Das gerade Gegenteil dieser Fälle zeigen die Hautsinnesorgane der Insekten, bei welchen phylogenetischer Funktionswechsel innerhalb weiter Grenzen möglich ist, weil Funktionswechsel beim Individuum noch vorkommt und die Regel ist. Ja sogar aus dem Gebiete der höheren Sinnesorgane lassen sich Beispiele hier anführen; so beschreibt G. Joseph die Umbildung des Auges eines Höhlenwasserkäfers in ein Tasthaar."

Seitdem ich die vorstehenden Sätze schrieb, habe ich den phylogenetischen Funktionswechsel bei Insektensinnesorganen noch viele Male bestätigt gefunden: Bei genauerem Studium der Sinneswerkzeuge besonders an den Mundteilen der Insekten erkennt man bald bestimmte Stellen, die bei allen Familien in mehr oder weniger ausgeprägtem Masse Sitz einer Gruppe von Nervenendigungen sind. Unschwer ist zu bemerken, dass diese Sinnesorgangruppen je einander homolog sind. Gleichwohl findet man sie bei einem Insekt aus Fühlhaaren, bei anderen aus Grubenkegeln bestehend, und man ist aus dem Bau der einzelnen Organe auf Verschiedenheit der Funktion zu schliessen berechtigt. Auch das Experiment hilft mit, und zeigt, dass in einem Falle Riechorgane oder Schmeckorgane stehen, wo ein anderes Insekt Tastorgane trägt u. s. w.

Wenn wir diese Beobachtungen mit der Thatsache zusammenhalten, dass in einzelnen Fällen das Experiment auch noch an Insekten Wechsel der Funktion bei den Sinnesorganen des Individuums erkennen lässt, oder zum mindesten wahrscheinlich macht, so wird die Vermutung nicht unbegründet erscheinen, dass bei Insekten die Sinnesapparate noch keineswegs die Spezialisierung gewonnen haben, wie diejenigen der höheren Wirbeltiere. Es sind ja, wie gesagt, Sinnesorgane, sogar die Hautsinnesorgane der Insekten, vielfach spezifische zu nennen, aber der Gleichgewichtszustand, den sie damit erreicht haben, ist nur ein labiler; sie sind zwar beim Individuum oft nicht mehr eigentliche Wechselsinnesorgane zu nennen, wohl aber verdienen sie diesen Namen, wenn man die Phylogenie und die Artbildung bei den Insekten ins Auge fasst. Zu den entscheidensten Thatsachen gehört für mich die, dass selbst innerhalb der wohlcharakterisierten Art noch Funktionswechsel möglich ist, wofür ich früher schon Beispiele angeführt habe, auf welche ich hier zurückverweisen kann (216 pg. 28 f.): Riech- und Tasthaare, andererseits Schmeck- und Tasthaare können sich als Endapparate eines und desselben Nerven bei den verschiedenen Individuen einer Art vertreten und liefern damit den Beweis, dass der gesamte Nervenapparat, der zu einem solchen Endorgane gehört, sich noch nicht auf eine der genannten Funktionen ausschliesslich spezialisiert hat.

In den bisherigen Betrachtungen über Universal- und Wechselsinnesorgan habe ich mit Absicht eine Seite der Frage möglichst unberührt gelassen, welche indessen nicht unberücksichtigt bleiben darf, die Frage danach, was für eine Vorstellung wir uns über die Natur der durch jene Sinnesorgane vermittelten Empfindungen machen können. Natürlich müssen wir von vorneherein darauf verzichten, über die absolute Qualität der Sinnesempfindungen der niederen Tiere etwas zu erfahren; nicht so ganz aussichtslos sind Betrachtungen über die Beziehungen der verschiedenen Sinnesempfindungen unter einander, über die relative Empfindungsqualität. Gerade auf diese bezieht sich nun auch die Frage, die sich als Consequenz der Annahme von Wechselsinnesorganen erhebt. Mit der Thatsache, dass ein Sinnesapparat verschiedenen Sinnen, etwa Tast-, Temperatur- und Geschmackssinn wechselsweise oder gleichzeitig dient, ist, meiner Auffassung nach, noch nicht gesagt, dass dieses Sinnesorgan auch dreierlei Kategorien von Empfindungen vermitteln müsse. Diese Auffassung des Begriffes „Sinn" weicht von der allgemein üblichen etwas ab, und ich hatte sie daher oben des näheren zu begründen. Wenn ich eben sagte, es sei möglich, Wechselsinnesorgane anzunehmen, welche die verschiedenen durch sie vermittelten Eindrücke nicht als lauter verschiedene Empfindungen ins Bewusstsein bringen, so soll auf der anderen Seite damit nicht gesagt sein, dass alle Wechselsinnesorgane diese Eigenschaft haben müssen. Im Gegenteil, ich glaube, wir können die Hypothese nicht umgehen, dass es Sinnesorgane giebt, welche im stande sind, zwei oder mehrere Arten von Empfindungen durch ein einziges reizaufnehmendes und reizleitendes Element zu vermitteln. Solche Sinneswerkzeuge teilen dem Zentralorgan demnach nicht nur mit, dass sie überhaupt gereizt worden sind, sondern sie teilen auch die Art des Reizes jenem mit, können also die Reize in zwei oder mehr Klassen unterscheiden.

Wäre dies nicht der Fall, so würden Tiere mit Wechselsinnesorganen mannigfachen Sinnestäuschungen unterworfen sein, wie das folgende Beispiel zeigt: Die meisten Insekten besitzen am Gaumen (d. h. dem Dache der Mundhöhle) eine mehr oder weniger grosse Zahl von Geschmacksorganen, bestehend aus sogenannten Grubenkegeln. Dadurch, dass diese mit einer zarten Chitinhülle bekleideten Nervenendapparate in Gruben eingesenkt stehen, sind sie gegen gröbere mechanische Beeinflussungen und Schädigungen gut geschützt. Da sie indessen nicht ganz eingesenkt liegen, sondern mit der Spitze stets ein wenig hervor und in die Mundhöhle hineinragen, sind sie nicht vor jeder Berührung geschützt: Vielmehr müssen sie mit den im Munde befindlichen Bissen, deren Geschmacksstoffe sie zu erregen mögen, andauernd und häufig in Contact kommen. Gäbe es nun spezifische Sinnesorgane, welche, von mechanischem Reize getroffen, gar nicht mit Empfindung reagierten, und wären die genannten Endorgane derartige Apparate, so wäre die Sache freilich einfach. Der mechanische Reiz, wie alle anderen inadäquaten Reize, würden einfach wirkungslos abprallen, das Endorgan könnte gedrückt und gezerrt werden, so viel man wollte, es würde keine Empfindung in's Bewusstsein bringen. Sinnestäuschungen würden dann nicht vorkommen, und nur, wenn der adäquate (Geschmacks-) Reiz zugegen wäre, würde das Sinnesorgan in Funktion treten. Diese Annahme ist aber, ganz besonders wenn es sich um den mechanischen Reiz handelt, zwar nicht undenkbar, aber unserem Verständnisse so fern, dass sie nicht ohne zwingenden Grund gemacht werden sollte. Ein solcher liegt nun, vor allem im Reiche der niederen Tiere, nicht vor. Selbst für das menschliche Geruchs- und Geschmacksorgan ist in dieser Hinsicht nichts bekannt; wir wissen nicht, ob mechanische Einflüsse, welche diese Sinneswerkzeuge treffen, sie ganz unerregt lassen, oder in richtiger Weise, d. h. als Tastempfindungen zum Bewusstsein kommen. Natürlich ist es schwer, die Erregung anderer Nervenfasern, den sensiblen Trigeminusästen angehörig, auszuschliessen, und es muss sehr schwierig

oder unmöglich sein, den Nachweis zu führen, dass mechanische Einflüsse durch Vermittelung des Riech- und Schmeckorgans Tastempfindungen auslösen können. Jedenfalls aber ist der Gegenbeweis nicht erbracht. Selbst wenn es jedoch für den menschlichen Organismus nachgewiesen wäre, dass die Geschmacksnerven dem Tastsinne nicht dienen können, dürfte diese Anschauung noch nicht auf die niederen Tiere übertragen werden. Wir haben uns zu erinnern, dass es selbst bei der einzelnen Zelle, bei Protisten, nicht nur die einfache Fähigkeit giebt, Reize zu empfinden, sondern schon diese elementaren Organismen vermögen gewisse Reize zu unterscheiden, und in mindestens zwei Kategorien zu teilen. Warum sollte die Sinneszelle eines noch niedrig stehenden Wirbellosen diese Fähigkeit verloren haben? — Dies ist freilich keine logisch strenge Beweisführung. Es kommt mir hier aber auch zunächst nicht darauf an, den exakten Beweis dafür zu liefern, dass es Wechselsinnesorgane giebt. Ich stelle diesen Begriff vielmehr als ein aus allgemeinen Grundsätzen der Entwicklungslehre sich ergebendes Postulat hin, und habe nur nachzuweisen, dass seine Aufstellung nicht mit den feststehenden Lehren der allgemeinen Sinnesphysiologie in Widerspruch steht.

Kehren wir zurück zu dem angeführten Beispiel eines Wechselsinnesorganes, dem Gaumenorgane der Insekten.

Für die erste mögliche Annahme, dass der inadäquate mechanische Reiz gar keine Empfindung wachruft, fehlte, wie gesagt, jeder thatsächliche Anhalt. Eine zweite Möglichkeit wäre noch die, dass derselbe zwar eine Empfindung erzeugt, indessen diejenige spezifische Empfindung, welche sonst der adäquate Reiz, hier also ein Geschmacksreiz, bewirkt. Die Unhaltbarkeit dieser Annahme beweist indessen sofort die Beobachtung und der Versuch an lebenden Tieren: Wäre es so, wie ich eben voraussetzte, so fehlte dem Tiere die Möglichkeit, zu erkennen, ob der im Munde befindliche Bissen Geschmack habe oder nicht; dies ist jedoch nicht der Fall: Insekten erkennen es deutlich, wenn man ihnen geschmacklose Stoffe als Nahrung unterzuschieben sucht, wie ich es für Wasserkäfer nachgewiesen habe.

Als die wahrscheinlichste Annahme bleibt darum die dritte, dass der mechanische Reiz für diese Geschmacksorgane eben gar kein inadäquater ist, sondern dass dieselben zwei oder mehrere adäquate Reize haben, welche sie in richtiger Weise zur Empfindung und Wahrnehmung bringen. Diese Hypothese, hier für bestimmte Insektensinnesorgane aufgestellt, darf nur mit Vorsicht verallgemeinert werden. Z. B., betrachten wir im Gegensatz zum Insektenschmeckorgan dasjenige des Menschen, so finden wir in den *Papillae vallatae* die Geschmackszellen schon mehr vor Berührung mit mechanischen Reizen geschützt, als dort die Geschmackskegel am Gaumen der Insekten, und so wäre es eher erklärlich, wenn sie, durch irgend welchen Zufall einmal mechanisch gereizt, mit Geschmacksempfindung antworteten, auf welche sie allein eingeübt sind. Anders aber ist es mit den Geschmacksnervenendigungen auf den vorderen Teilen der Zunge; dass diese nicht auf Berührung mit Geschmacksempfindung reagieren, davon kann man sich jeden Augenblick überzeugen. Ob sie aber an dem Zustandekommen der Berührungsempfindung beteiligt sind, muss noch dahin gestellt bleiben.

Auch auf die niederen Wirbellosen möchte ich die obenstehenden Deduktionen nicht ohne weiteres übertragen. Ich glaube vielmehr, dass hier noch primitivere Verhältnisse obwalten, als bei den Insektensinnesorganen. Mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit dürfen wir voraussetzen, dass, wie die Sinnesapparate beim Absteigen in der Tierreihe immer einfacher gefunden werden, so auch die durch dieselben vermittelten Empfindungen weniger differenziert sind. Dieser Gedanke ist es, auf den Ranke in seinen „Beiträgen zu der Lehre von den Übergangssinnesorganen“ hinauskommt, wie ich schon oben zu erwähnen Gelegenheit hatte. Ranke sieht eine Haupteigenschaft des Systems der

Sinnesorgane niederer Tiere darin, dass die verschiedenen Empfindungsqualitäten mehr in eins verschmelzen. Sie sollen aus einem gemeinsamen Ursprunge hervorgehen, dem sogenannten Gemeingefühl. Dieses Wort wird in solchen Fällen mit Vorliebe verwendet, was es aber eigentlich bedeutet, weiss niemand recht, auch wird es in verschiedener Bedeutung gefasst. Wenn es den Punkt bezeichnen soll, wo alle Empfindungsqualitäten in einander fliessen, so glaube ich, dürfen wir ihm die Existenzberechtigung ruhig absprechen. Denn wo sich Empfindung findet, oder sagen wir besser: wo sich Äusserungen von Empfindlichkeit finden, da begegnen wir auch immer schon der Fähigkeit, auf verschiedene Reize in verschiedener Weise zu reagieren, woraus wir folgerichtig schliessen, dass auch schon in verschiedener Weise empfunden wird. In soweit stimme ich Ranke und den sonstigen Vertretern seiner Anschauung zu, als ich ebenfalls glaube, dass bei niederen Tieren die Zahl der unterscheidbaren Modalitäten und Qualitäten geringer ist, als beim Menschen, und dass auch vielleicht, wenn ich so sagen darf, die Verschiedenheit der einzelnen Modalitäten geringer ist.[1]) Dagegen bestreite ich, dass die Empfindung, welche das Acridierohr vermittelt, von dem Tiere nicht unbedingt von Tasteindrücken unterschieden werden könne, und ebenso, dass Geschmacksreize und Lichteindrücke, auf's Auge des Egels wirkend, die gleiche oder „eine ähnliche“ Empfindung erzeugen. Abgesehen davon, dass hierdurch auffallende Sinnestäuschungen eintreten müssten, welche wir in Wirklichkeit nicht beobachten, sehe ich auch keinen Grund, die Fähigkeit verschiedener Empfindungen bei jenen Tieren zu läugnen. Wir haben keine Zeichen für diesen höchsten Grad der Vereinfachung der Sinnesthätigkeit, ja nicht einmal Zeichen für überhaupt irgendwelche Vereinfachung der Sinnesempfindung. Keine Beobachtung wüsste ich zu nennen, die in diesem Sinne zu deuten wäre. Gleichwohl wird ja allgemein, und auch von mir, angenommen, dass die Sinnesthätigkeiten der niederen Tiere innerhalb engerer Grenzen sich abspielen. Die Gründe hiefür liegen indessen auf morphologischem Gebiete und haben somit nicht den vollen Wert, wie wenn Versuche in dieser Hinsicht Anhaltspunkte gäben. Die Gleichartigkeit der Sinnesorgane in der Haut einer Actinie, einer Rippenqualle oder auch noch eines Amphioxus und Regenwurms legen den Gedanken nahe, dass in der Sinnesempfindung dieser Tiere eine ähnliche Monotonie herrsche, wie im Bau ihrer Sinnesapparate. Von der üblichen Auffassung, speziell derjenigen Ranke's, weiche ich nun aber in sofern ab, als ich doch nicht glauben kann, dass die anatomische Gestaltentwicklung und die Differenzierung der Funktionen der Sinnesorgane parallel neben einander herlaufen und gleichen Schritt halten. Viel wahrscheinlicher ist es mir, dass die Differenzierung der Funktion früher beginnt und sie erst die Form und die äusseren Eigenschaften der Organe bedingt. Dieser Gedanke ist bekanntlich von Eimer als biologisches Grundgesetz zuerst in feste Form gefasst. Der allgemein giltige Satz Eimer's,[2]) dass „die Thätigkeit, die Funktion die organische oder physiologische Ausbildung erst

[1]) Eine Erscheinung, die eine solche Verminderung der Verschiedenheit zweier Empfindungsarten unserem Begreifen näher rückt, kann man in der Farbenblindheit geringeren Grades erkennen. Der in mässigem Grade Rotgrünblinde kann Rot und Grün oft mit Sicherheit unterscheiden, die beiden Farben erscheinen ihm aber weit „weniger verschieden,“ als Blau und Gelb, oder Blau und Rot. Ich spreche aus eigener Erfahrung, und höre von Nichtfarbenblinden sagen, dass ihnen der Unterschied zwischen Rot und Grün nicht geringer erscheine, als zwischen Blau und Gelb. Dass es eine Nuance des Grünen giebt, die dem Roten oder Braunen „zum Verwechseln ähnlich“ ist, wie es Farbenblinde wohl angeben, ist dem Normalempfindenden durchaus unbegreiflich. Ähnlich wie zwischen farbenblindem und normalem Auge mag nun auch das Verhältnis zwischen dem Sinnesorgane eines niedriger und eines höher organisierten Tieres sein. Die Farbenblindheit zeigt uns, dass eine solche Vereinfachung des Empfindungskreises selbst beim Menschen vorkommt. Wie viel mehr mag sie im Tierreiche vorkommen.

[2]) Th. Eimer, die Entstehung der Arten. Jena. G. Fischer 1888.

hervorruft," ist auf die Sinnesentwicklung ohne weiteres anzuwenden. Die Veränderlichkeit oder wenn man will, der Veränderungstrieb der Organismen wie ihrer einzelnen Organe und Organsysteme bedarf erst eines äusseren Anstosses, der die Richtung und Abänderung vorzeichnet. Für den Sinnesapparat geben diesen Anstoss die äusseren Reize, deren Art und Zahl wieder durch die Lebensverhältnisse des Tieres bestimmt ist. Für das Gedeihen und Bestehen des Organismus wie des einzelnen Organes ist Thätigkeit ein unbedingtes Erfordernis, und diese setzt ihrerseits vorhergegangene Reizung voraus. Ohne Reiz kann das Leben auf die Dauer nicht bestehen, und Sinnesorgane, welche von keinen Reizen getroffen werden, verschwinden. Solche dagegen, welche genügend stark in Anspruch genommen werden, erhalten sich, werden besser ernährt, und nehmen damit an Erregbarkeit und Energie der Thätigkeit zu. Dasselbe gilt aber auch für die einzelnen Funktionen eines Organes; wenn ein solches deren mehrere in der Anlage besitzt, andauernd aber nur eine oder zwei dieser Funktionen in Anspruch genommen werden, verschwindet allmählich ganz oder fast ganz die Fähigkeit noch andere Funktionen ausser jenen auszuüben. Jene aber werden vorzüglich ausgebildet. So werden aus der ursprünglichen Zelle, die Reize aufnehmen, Reize leiten, sich kontrahieren, secernieren, sich fortbewegen, Stoffe aufnehmen und zerlegen konnte, schliesslich durch Übung und „Anpassung" Zellen, welche manche dieser Eigenschaften fast ganz verloren haben, in anderen aber es bis zu einer hohen Vollkommenheit gebracht haben. Die Eigenschaft der Kontraktilität beispielsweise, in der Anlage überall vorhanden, nahm bei einzelnen der Zellen allmählich zu, und diese wurden zu richtigen contractilen Zellen, ehe sie noch äusserlich die Charaktere etwa einer komplizierten Muskelfasser zeigten, wie wir sie an den höchstentwickelten contractilen Zellen kennen. Die Funktionsänderung war somit ihrem äusserlich sichtbaren Merkmal, der Gestaltveränderung, um einen erheblichen Schritt voraus.

Diese Verhältnisse können nun einfach auch auf die Sinnesapparate übertragen werden. Die Anpassung an bestimmte Thätigkeiten, an Aufnahme und Leitung bestimmter Reizarten geschieht schon, ehe wir sie an äusseren Merkmalen erkennen können, und sie ist es, welche die letzteren erst herbeiführt. Demnach kann schon eine Mehrheit von Funktionen, hier also von Empfindungen, auftreten, ehe noch äusserlich die Sonderung der einzelnen Apparate erfolgt. Dieses Durchgangsstadium repräsentieren eben die Wechselsinnesorgane, welche Empfindlichkeit und Unterscheidungsgabe für mehrerlei Reizarten besitzen. Geht man von den mittleren Gliedern der Tierreihe abwärts, zu den niedrigeren Formen, so findet man eine immer allgemeinere Empfindlichkeit gegen alle Reizarten bei geringer Unterscheidungsfähigkeit in einem Sinnesorgane vereinigt; geht man nach oben zu den höheren Vertretern der Tierreihe, so ist hier die Unterscheidungsfähigkeit für die einzelnen Reize und Empfindungen gesteigert, indem sich bestimmte Sinnesorgane der einzelnen Sinnesthätigkeiten angenommen haben. Damit, dass die Sinneserregungen in von einander getrennten und verschiedenen Apparaten sich abspielen, erhalten sie, d. h. die ihnen entsprechenden Empfindungen, wahrscheinlich ein charakteristischeres Gepräge, als bei denjenigen Tieren, wo sich noch in einem und demselben Organe die Vorgänge verschiedener Sinneserregungen abspielen. Je grösser die Zahl der Sinnesthätigkeiten ist, für welche ein Sinnesorgan in Anspruch genommen wird, um so mehr werden sich die Grenzen der den einzelnen Erregungen entsprechenden Empfindungen verwischen. Es werden sich alle Übergänge finden vom Universalsinnesorgan der Protisten, Gasträaden und niederster mit Nerven versehener Metazoen, wo nur eine ganz geringe Zahl von psychischen Funktionen möglich ist, zum höchsten Wechselsinnesorgane, wie wir es bei den Insekten (vielleicht auch vielen oder allen Wirbeltieren?) vorkommend finden, und welches nur noch zweien Sinnen als Organ dient, dabei aber die genaue Unter-

scheidung erlaubt, ob die stattfindende Erregung im gegebenen Falle dem Gebiete des einen oder des anderen Sinnes zufalle. Diese Organe sind die unmittelbare Vorstufe der spezifischen Sinnesorgane.

Es erübrigt nun noch die Berücksichtigung eines Bedenkens, das sich der Aufstellung des Wechselsinnesorganes entgegenstellen könnte: Es kann fraglich erscheinen, ob die einzelnen Teile eines Sinnesapparates, Sinneszelle, Leitungsnerv und zugehöriger Centralapparat zur Ausübung mehrerer Arten von Thätigkeiten befähigt sein können, und ob sie nicht die Annahme einer konstanten Funktion verlangen. Wir sahen oben, dass der gesamte Apparat, welcher ein spezifisches Sinnesorgan bildet, zweifellos konstante Funktion hat, dass es aber zur Erklärung der Konstanz (welche sich als spezifische Energie des Sinnesapparates ausdrückt) hinreicht anzunehmen, dass nur ein einziger der den Sinnesapparat zusammensetzenden Bestandteile konstante Funktion habe. Die spezifische Energie vieler Sinnesapparate, die empirisch festgestellt ist, bringt also keineswegs die Forderung mit sich, dass etwa der Nerv selbst, das Leitungsorgan, eine spezifische Energie besitze. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass nur einer der Teile des Sinnesapparates, entweder das centrale oder das periphere Endorgan, — und ich glaube das letztere — auf jede Gattung von wirksamem Reize mit einer bestimmten, ihr spezifischen Reaktion antwortet. Das periphere Nervenendorgan, die Sinneszelle, hat die Aufgabe, den von aussen auf sie treffenden Reiz in einen Vorgang anderer Art umzuformen, welcher als Nervenreiz fungiert. Nicht der zugeführte Reiz trifft den Nerven, sondern ein Reiz, welcher Folge einer Thätigkeit der gereizten Sinneszellen ist. Wie es nun zweifellos ist, dass Zellen, auf verschiedene Weise gereizt, in verschiedene Arten von Thätigkeit geraten können, so gilt dies auch für die Sinneszelle.

Die Hauptschwierigkeit liegt aber in der Thätigkeit des Nerven. Kann ein Nerv qualitativ verschiedene Arten von Erregung leiten? Diese Frage kann heute weder in entscheidender Weise mit ja noch mit nein beantwortet werden. Wohl glaubte man eine Zeitlang, die Entscheidung in positivem Sinne beigebracht zu haben, als man die Möglichkeit konstatiert hatte, motorische und sensible Nerven über's Kreuz zu verheilen und sie darnach funktionieren sah. Ja selbst jetzt findet man, auffallend genug, jene bekannten Versuche von Paul Bert, Philippeaux und Vulpian, als Beweis für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven angeführt (z. B. bei Wundt l. c. Seite 218 Anmerkung), nachdem es doch zweifellos geworden ist, dass die Verheilung von Nervendurchtrennungen überhaupt, so auch in jenen angeführten Fällen, nicht durch primäre Vereinigung beider Teilstücke erfolgt, sondern dass die Fasern vom centralen Stumpfe neu auswachsen.

Wichtiger als diese somit nicht mehr beweiskräftigen Versuche scheint mir die Überlegung, dass in den Nervenfasern ja nichts anderes als ein lang ausgewachsener Fortsatz einer Nervenzelle zu sehen ist, dass sie demnach die Eigenschaften eines jeden Zellleibes so gut haben kann, wie jede gewöhnliche Zelle. Im Begriff der Zelle liegt nicht die Spezialisierung für eine bestimmte Funktion; eine Zelle kann sich spezialisieren, sie muss es aber nicht. Thut sie es, so ist es Folge einer langdauernden, durch ausser ihr selbst liegende Gründe bestimmten Gewöhnung und Übung in einer einzigen Funktion. Trat eine solche Gewöhnung gar nicht ein, oder wurde die Zelle an die Ausübung von zwei oder mehreren gleichzeitig oder wechselsweise eintretenden Thätigkeiten gewöhnt, so war eben der Erfolg dem entsprechend, die Zelle spezialisierte sich nicht, oder sie beschränkte sich auf wenige (zwei oder mehr) Funktionen. Das alles gilt für den Nerven wie für jede Zelle. Haben die Nerven eine spezifische Funktion (oder Energie), so ist dies jedenfalls kein ursprünglicher, primärer

Zustand, und es liegt kein Grund vor, zu bezweifeln, dass bei niedrig organisierten Tieren ein anderer Zustand bestehe, vermöge dessen die Nerven mehrerlei Erregungen leiten können. Die Leitung ist dann vielleicht entsprechend langsamer und unvollkommener.

Dass die Funktion der Centralorgane keine absolute Konstanz als wesentliche Eigenschaft hat, ist wohl ziemlich allgemein anerkannt, und ich kann bezüglich der näheren Ausführung dieses Gedankens auf Wundt (l. c. pg. 219) verweisen.

Kaum nötig wird die Bemerkung sein, dass aus dem Gesagten keineswegs der Schluss zu ziehen ist, ich betrachte als beim Zustandekommen einer einzelnen Empfindung massgebend und deren Qualität bestimmend nur das periphere Nervenendorgan. Nur in der Phylogenese möchte ich diesem eine grosse Bedeutung für die Auswahl der Reize und die Anpassung an die einzelnen Reizgattungen zuschreiben. Ich halte die Sinneszellen in der Peripherie für denjenigen Teil des Sinnesapparates, welcher nicht nur vom einzelnen Reize vorübergehend am meisten und zunächst beeinflusst wird, sondern welcher auch infolge davon, dass er, den Lebensverhältnissen des Tieres entsprechend, von gewissen Reizarten mehr als von anderen getroffen wird, seine Empfindlichkeit und Reaktionsweise gegenüber den einzelnen Reizarten modifiziert. Die absolute Qualität der Empfindung ist aber jedenfalls durch das empfindende Centralorgan bestimmt.

II. Der Nachweis von Riech- und Schmeckvermögen.

Was man unter Riechen und Schmecken zu verstehen habe, das ist nicht so leicht zu sagen, wie es auf den ersten Anblick wohl scheinen möchte; ist es doch noch nicht lange her, dass man Eigenschaften der Stoffe zu schmecken oder zu riechen glaubte, die man heutzutage als der Sphäre des Tast- und Temperatursinnes zugehörig betrachtet. Ich erinnere an die zahlreichen Geschmacksqualitäten, wie sie von Linné und Anderen aufgestellt wurden; man sprach u. A. von öligem, scharfem, aromatischem Geschmack, während man den letzteren heute dem Geruche zuteilt, die ersteren als Mischungen verschiedener Sinnesempfindungen ansieht.

Noch ungleich viel schwieriger ist naturgemäss die Entscheidung darüber, ob eine Sinnesempfindung eines Tieres als dem Riech- oder Schmeckvermögen angehörig zu betrachten sei, oder nicht. Die Art der zustande gekommenen Empfindung bleibt uns ganz unbekannt, über ihre Eigenschaften können nur die äusserlich sichtbaren Reaktionen des Tieres einige Auskunft geben. Diese Reaktionen sind aber nur zu oft mehrdeutig und irreführend, wie wir unten sehen werden.

Die Definition des Riech- und Schmeckvermögens als „chemische Sinne“ ist in so fern praktisch nicht ausreichend, als wir wissen, dass auch andere Teile des tierischen Körpers als die Riech- und Schmeckorgane, speziell auch andere Sinnesorgane, chemischen Reizen gegenüber Empfindlichkeit zeigen können. Diese Empfindlichkeit ist somit kein zureichendes Criterium für den Nachweis eines Riech- oder Schmeckorganes. Wir nennen es nicht riechen, wenn ein Mensch die Einwirkung von Ammoniak- oder Osmiumsäuredämpfen auf seine Conjunctiva empfindet, wir nennen es nicht schmecken, wenn ein Frosch einen auf seine Haut gefallenen Säuretropfen vermöge dessen chemischer Einwirkung bemerkt. Von einem Riech- oder Schmeckorgane verlangen wir vielmehr, dass es die Wahrnehmung

und Erkennung bestimmter das betreffende Organ berührender Stoffe vermöge deren chemischer Eigenschaften ermögliche, und folglich imstande sei, verschiedene Stoffe zu unterscheiden. Chemische Sinnestätigkeit muss der Zweck des Organes sein.

Es liegt in der Natur der Sache, dass der vollgiltige Nachweis dieser Eigenschaften bei Tieren mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist, um so mehr, je ferner das betreffende Tier dem Menschen in seiner Organisation steht, wodurch der Vergleich zwischen beiden immer mehr erschwert wird. Wie können wir überhaupt erkennen, dass ein Tier verschiedene Stoffe vermöge deren chemischer Einwirkung unterscheidet? Verhältnismässig leicht ist es in den meisten Fällen zu erkennen, ob bei einer Wahrnehmung des Tieres chemische oder sonstige (etwa mechanische, thermische, optische, akustische) Einflüsse es waren, welche den Sinnesreiz bildeten. Ich gedenke nicht, die verschiedenen Methoden zu diesem Zwecke hier zu besprechen, verweise vielmehr auf den speziellen Teil meiner Arbeit, wo sie mehrfach an geeigneter Stelle erwähnt sind. Hier nur einige Worte. Hat man mittelst einer Flüssigkeit einen Reizversuch gemacht, und das Tier hat auf die Annäherung oder Berührung dieser Flüssigkeit reagiert, so ist es in allen irgendwie zweifelhaften Fällen geboten, Control-Versuche mit einer indifferenten Flüssigkeit, in den meisten Fällen wohl mit Wasser (welches nicht zu warm und nicht zu kalt sein darf!) einzuschalten, um sich zu überzeugen, ob nicht schon die Berührung mit Flüssigkeit überhaupt Reaktion auslöst. Bei Versuchen über den Geschmackssinn fand ich es oft zweckmässig, die normalen Nahrungsstoffe mit schmeckenden Substanzen zu durchtränken, um deren Wirkung zu prüfen; in anderen Fällen kann man oft an Stelle der wirklichen Nahrung einen geschmacklosen Stoff unterschieben, der sich mit den verschiedensten Substanzen durchtränken lässt, und so sehr exakte und schöne Versuche gestattet.

Grosse Schwierigkeit kann es jedoch machen, zu erkennen, ob im einzelnen Falle dieser und jener chemisch wirksame Stoff unterschieden wird. Im Wesentlichen sind wir hierin auf die einfache Unterscheidung „angenehm“ und „unangenehm“ beschränkt, während Unterabteilungen der Empfindungen schwer oder gar nicht zu erkennen sind. In den meisten Fällen ist es leicht, festzustellen, ob das Tier die Einwirkung der Substanz, die man prüfen will, angenehm oder unangenehm empfindet, sofern nur das Tier irgend welche Reaktion zeigt. Dass eine Wespe zwischen süss und bitter, ebenso zwischen süss und sauer unterscheidet, ist leicht zu konstatieren. Ob sie aber sauer und bitter von einander zu scheiden vermag, können wir nicht angeben. Ihre Reaktionsweise verrät uns davon nichts. Für die Feststellung der Frage, ob und wo ein Tier ein Riech- oder Schmeckorgan besitzt, genügt es nun freilich schon, die Unterscheidungsfähigkeit zwischen angenehmem und unangenehmem Geschmack (Geruch) konstatiert zu haben. Wäre dies nicht der Fall, so stände es schlecht mit unserer Kenntnis der Riech- und Schmeckorgane der Tiere, schlechter als es thatsächlich steht. In nicht wenigen Fällen kennen wir genau die Organe, vermöge deren die Tiere (ich spreche hier natürlich vorzugsweise von Wirbellosen) die Gegenwart eines ihnen angenehmen, etwa zur Nahrung dienenden Stoffes erkennen und diesen sofort aufzusuchen vermögen. Leicht ist es dann, zu beweisen, dass andere Substanzen, auf dieselben Organe einwirkend, Äusserungen von Unbehagen und Unlust erzeugen, und dass das Tier diese Stoffe flieht. Mit diesen beiden Beobachtungen ist dann das Riech- (Schmeck-) Organ überzeugend nachgewiesen.

Aber selbst diese bescheidene Forderung, den Nachweis der Unterscheidungsfähigkeit zwischen angenehm und unangenehm, vermögen wir bis jetzt noch in zahlreichen Fällen nicht zu erbringen. Die Gründe liegen am Tage: Um ein Tier mittelst eines Stoffes anziehen zu können, um eine „Anziehungsreaktion“ zu erhalten, muss man erst Stoffe kennen, welche dem Tiere angenehm sind,

man muss seine Nahrungsstoffe, und unter diesen insbesondere diejenigen mit ausgeprägtem Geschmack oder Geruche kennen. Um „Abstossungsreaktionen“ zu erzielen, muss man Stoffe kennen, die dem Tiere unangenehme Empfindungen erzeugen. Letzteres ist sehr leicht, ersteres oft schwer. Es giebt wenige Tiere, bei denen eine Abstossungsreaktion in keiner Weise zu erzielen ist (doch werden wir auch solche kennen lernen). Dagegen giebt es sehr viele Tiere, bei welchen Anziehungsreaktionen nicht zu erhalten sind. Die Gründe können verschiedener Art sein. Am häufigsten wohl liegt die Schuld an der Unkenntnis der Lebensbedingungen und der Ernährungsweise der Tiere; oft kennt man zwar annähernd die von Tieren bevorzugte Nahrung, aber nicht im einzelnen, und gerade bestimmte Bestandteile der Nahrung können es sein, die auf den Geruch und Geschmack des Tieres in charakteristischer und angenehmer Weise wirken. Solche nun festzustellen, ist natürlich schwer, oft unmöglich. In anderen Fällen wissen wir zwar, welche Nahrung das Tier liebt, vermögen aber nicht, die richtigen und für einen einwandfreien Versuch notwendigen natürlichen Lebensbedingungen im Versuche nachzuahmen: z. B. solche Insekten, welche fliegend ihrer Nahrung nachgehen, geben, in engem Behältnis eingesperrt, oft Resultate bei den Versuchen, welche denjenigen direkt entgegenlaufen, welche wir nach der Lebensweise des freien Tieres erwarten sollten.

In einer dritten Kategorie von Fällen endlich, — und diese sind gar nicht selten, — findet man desshalb keine Anziehungsstoffe, weil es keine giebt. Die Zahl der Tiere, bei welchen Geruchs- und Geschmackssinn keine oder eine äusserst geringe Bedeutung haben, ist grösser, als gewöhnlich angenommen wird, ganz besonders dann, wenn man vorzugsweise die Bedeutung dieser Sinne für die Nahrungsaufnahme, das Wahrnehmen, Suchen, Verfolgen, Prüfen der Nahrung mittelst der chemischen Sinne in's Auge fasst. Da giebt es erstens Tiere, welche sich bei genannten Funktionen ausschliesslich vom Gesichtssinne leiten lassen, andere nehmen Gehör- und Tastsinn zu Hilfe, dritte endlich suchen gar nicht nach einer bestimmten konstanten Nahrung, sondern verschlingen, was ihnen in den Weg kommt, und überlassen es ihrem Verdauungsapparat, aus dem verschluckten Schlamm und Detritus das für die Ernährung brauchbare aufzulösen und zu resorbieren, das unbrauchbare wieder auszuscheiden. Von den Amöben aufwärts bis zu den Echinodermen und Würmern ist diese geringe Auswahlsfähigkeit der Nahrung gegenüber eine weit verbreitete Eigenschaft, und es begreift sich leicht, dass man solchen anspruchslosen Geschöpfen gegenüber mit Anlockung durch Nahrungsstoffe nichts erreicht.

Es wäre nun einseitig und falsch, wollte man in der Bedeutung für die Nahrungsaufnahme den einzigen oder auch nur den überall vorherrschenden Wert der chemischen Sinne erblicken. Die sexuelle Bedeutung des Geruches bei vielen Insekten ist bekannt, einzelnen Tieren dient derselbe Sinn zur Orientierung, anderen zum Erkennen von Freund und Feind u. s. f. Nicht zu gering darf auch eine weitere Funktion der chemischen Sinne angeschlagen werden, die sich sogar beim Menschen erkennen lässt, nämlich die Beurteilung der Reinheit oder Verunreinigung des Aufenthaltsmediums, der Luft oder des Wassers. Ich glaube, dass namentlich bei Wassertieren der chemische Sinn in dieser Beziehung keine geringe Rolle spielt. Man weiss, dass gewisse Zusätze zum Wasser die Tiere töten, und desshalb so verunreinigtes Wasser von ihnen geflohen wird; man weiss ferner, dass Mücken den Rauch scheuen und ähnliches mehr. Für Tiere, die im Feuchten leben, ist die Wahrnehmung von Wasser, sei es in flüssiger, sei es in Dampfform, von höchster Wichtigkeit, und, wie ich glaube, oft sehr entwickelt. Die Bedeutung des chemischen Sinnes in der Haut z. B. des Regenwurms wird vorzugsweise in dieser Richtung zu suchen sein.

Die hier aufgezählten Funktionen der chemischen Sinne, welche sich vielleicht noch um einige vermehren liessen, sind experimenteller Prüfung viel schwerer zugänglich als die Funktion des Er-

kennens und Prüfens der Nahrung, wie ich hier des näheren nicht begründen will. Zur Feststellung des Ausbildungsgrades und Sitzes der Riech- und Schmeckorgane sind sie nur in wenigen Fällen zu verwenden, oft sind sie nur schwer überhaupt nachzuweisen. In solchen Fällen wäre es häufig ein Ding der Unmöglichkeit, die Existenz und den Sitz jener Organe nachzuweisen, wenn hier nicht eine andere Methode zu Hilfe käme, die, mit der nötigen Vorsicht verwendet, oft gute Resultate giebt. Sie besteht darin, dass man experimentell nur die meist leicht zu erzielenden Abstossungsreaktionen erzeugt und beobachtet, und dann aus den hierbei als chemisch empfindlich und reizbar sich ergebenden Stellen des Körpers mittelst weiterer Erwägungen diejenigen aussucht, welche als Riech- oder Schmeckorgane im engeren Sinne aufzufassen sind. Die hiebei massgebenden Gesichtspunkte werde ich im folgenden kurz erörtern.

Der Weg, mittelst Abstossungsreaktionen allein den Geruchs- und Geschmackssinn feststellen und lokalisieren zu wollen, ist von verschiedenen Forschern eingeschlagen, von anderen aber auf's energischste bekämpft und in seiner Beweiskraft bestritten worden, wie mir scheint, grossenteils mit Recht. Sowohl an die experimentelle Prüfung der Insektenriechorgane, wie auch an diejenige der Schneckenfühler, haben sich längere Diskussionen angeschlossen. Da dieser Punkt von principieller Bedeutung und für die Berechtigung meiner Versuchsanstellung entscheidend ist, muss ich auf ihn etwas näher eingehen. Ausführliche Untersuchungen über „die Aufnahmestellen chemischer Reize" bei Insekten und einigen anderen Tieren hat besonders V. Graber (118, 119) gemacht. Seine Schlussfolgerungen fanden sofort besonders von Seiten Forel's (106) und Plateau's (239) lebhaften Widerspruch. Die Einwände dieser Forscher sind vor allem folgende: Erstens untersuchte Graber die Tiere unter sehr ungünstigen Versuchsbedingungen, die von den natürlichen Lebensverhältnissen allzuweit abweichen. Zweitens verwendete er Stoffe als „Riechstoffe", die zu intensiv wirkten, um als sicher reine Riechreize gelten zu können. Sie konnten vielmehr auch inadäquate Reize für Tastorgane sein, und in diesen Schmerzempfindung erzeugen. Dies letztere ist nun der Angelpunkt der ganzen Frage; unangenehme Geruchseindrücke von Schmerzempfindungen zu scheiden, ist die grösste Schwierigkeit, die sich diesen Untersuchungen entgegenstellt, und es ist Forel und Plateau ohne weiteres zuzugeben, dass Graber diesen schwierigen Punkt nicht eliminiert, ja gar nicht einmal berücksichtigt hat.

Auf der anderen Seite gehen aber auch, wie ich glaube, die Gegner Graber's wieder zu weit, wenn sie Graber's Versuche als für Bestimmung des Geruchsorganes wertlos bezeichnen und namentlich wenn sie die meisten von Graber verwendeten Riechstoffe grundsätzlich von derartigen Versuchen ausgeschlossen wissen wollen. Die Forderung, zur Lokalisierung des Riechorganes nur Anziehungs- und keine Abstossungsreaktionen zu verwenden, hat etwas richtiges. Denn wenn ein Tier sich von einer riechenden Substanz zurückzieht, oder unter ihrer Einwirkung bestimmte Bewegungen ausführt, kann dies ebenso wohl auf Schmerz wie auf Geruchsempfindung zurückgeführt werden. Aber man soll auch nicht zu weit gehen; wir haben zahlreiche Hilfsmittel, welche der Beurteilung solcher Versuche zu Hilfe kommen. Aus den Versuchen nach Graber's Methode allein könnte man freilich keine sicheren Schlüsse ziehen. Aber es müssen hier die feinere Histiologie, die vergleichende Anatomie, die Berücksichtigung der Lebensbedingungen und des Temperamentes des Versuchstieres und noch mancherlei andere Erwägungen zur Beurteilung des Versuchsergebnisses hinzugezogen werden. Ganz zu verzichten braucht man auf das Mittel der Abstossungsreaktionen nicht, und muss dies um so mehr wünschen, als wie gesagt, es in vielen Fällen das einzige ist, das übrig bleibt.

Graber hatte vorzugsweise ätherische Öle und flüchtige Fettsäuren bei seinen Versuchen

verwendet und gegen sie namentlich richten sich die Angriffe. Zweifellos ist es ein grosser Fehler, wenn Graber die verschiedenen Riechstoffe kritiklos als beinahe gleichwertig für seine Versuche betrachtete, und sogar Ammoniak zum Nachweis von Riechvermögen verwenden wollte. Der Hauptfehler scheint mir indessen der zu sein, dass er die Stoffe viel zu lange, bis zu einer Minute, einwirken liess, und selbst Reaktionen, die nach 50—60 Sekunden eintraten, noch als Riechreaktionen betrachtete. Eine Bewegung, die erst innerhalb einer Minute eintritt, kann eine rein zufällige sein. Ausserdem kann eine so langdauernde Einwirkung reizender Dämpfe schon Prozesse im Tierkörper anregen, die ganz ausserhalb des Gebietes der Sinneswahrnehmungen liegen, jedenfalls aber nicht zum Geruche zu zählen sind. Ich habe aus diesem Grunde Reaktionen, die nicht in 5 bis höchstens 10 Sekunden eintraten, nicht als Riech- oder Schmeckreaktionen betrachtet.

Ein weiterer Nachteil bei Graber's Versuchen liegt in der grossen Monotonie in der Art des Experimentierens, wobei auf die Eigenart der Tiere keine Rücksicht genommen wurde. Die Reizstoffe wurden entweder an Glasstäbchen vorgehalten oder Graber liess sie mittelst seines „Zweikammerprincips“ einwirken. [1])

Ich habe häufig gefunden, dass die einzelnen Tiere ganz verschiedene Experimentiermethoden verlangen: Das eine reagiert nur in der Ruhe, ein anderes nur im Laufen oder Fliegen, manchmal ist es zweckmässig, die Nahrung mit riechenden und schmeckenden Stoffen zu versetzen u. s. f.

In soweit also stimme ich mit den Kritikern der Methode Graber's überein; bezüglich der Brauchbarkeit stark riechender Stoffe ist meine Meinung eine abweichende. [2])

Ich habe vielfach mit ätherischen Ölen, dann auch mit aromatischen Körpern, Benzol, Toluol, Xylol, Menthol, Campher, Naphthalin, Cumarin, Kreosot und anderen Stoffen experimentiert. Man wird mir entgegenhalten: Diese Stoffe stellen doch Reize für alle sensiblen Nerven dar, sie ätzen und brennen auf den empfindlichen Schleimhäuten. Als schlagendstes Beispiel pflegt ins Feld geführt zu werden, sie erzeugen auf der menschlichen Conjunctiva ein Schmerzgefühl, und das werde man doch nicht behaupten wollen, dass dies Äusserung von Riechvermögen der Conjunctiva sei. Dieser letztere, vielfach wiederholte und gläubig nachgesprochene Einwand ist nun überhaupt nicht zutreffend. Es ist nicht richtig, dass jene Stoffe, die ich namhaft machte, auf der Conjunctiva Schmerz erzeugen, wenn sie in Dampfform (natürlich bei Zimmertemperatur verdampfend) einwirken. Ich kann einen mit Xylol, Nelkenöl, Kreosot befeuchteten Pinsel meinem Auge bis fast zur Berührung nähern, ohne etwas davon zu empfinden. [3]) Bei Ammoniak und Osmiumsäure, sowie bei schwefliger Säure ist es anders.

Allerdings erzeugt mir Bergamottöl (anderen Cedernöl) häufig eine leichte Conjunctivalreizung, jedoch nur, wenn ich es tagelang auf meinem Arbeitsplatz stehen habe und mich bei Anfertigung mikroskopischer Präparate darüber beuge. Dieselbe Wirkung hat Osmiumsäure in wenigen Minuten.

Jene ätherischen Öle und aromatischen Körper haben somit eine Reizwirkung auf die Zellen überhaupt, aber in anderer Weise, als es gewöhnlich aufgefasst wird. Gasförmig einwirkend, vermögen sie innerhalb längerer Zeit Hyperämie und Entzündung zu erzeugen, in Substanz direkt einwirkend erzeugen sie dieselbe schon in kurzer Frist. Was an Thatsachen über ihre Wirkung vorliegt,

[1]) Wegen der Einzelheiten muss ich auch die Originalarbeiten (118, 119) verweisen.

[2]) Ich will hier gleich bemerken, dass das hier Gesagte auch durchaus auf die Versuche mit Schmeckstoffen bei Wassertieren zu übertragen ist.

[3]) Auch die Cornea von Rana temporaria wird durch Annäherung ätherischer Öle auf kleinste Entfernungen nicht gereizt.

berechtigt keineswegs zu der Behauptung, Contact mit den Dämpfen dieser Stoffe reize die Tiere schmerzhaft.

Von Interesse dürfte folgende Beobachtung sein, welche ich an einigen Exemplaren der Bernsteinschnecke *(Succinea)* machte, und die hier wohl ihren geeignetsten Platz finden wird: Auf Annäherung von Rosmarinöl (ein kleines Tröpfchen an einer Nadel) reagierten die 4 Tentakel prompt und sicher durch Einstülpung, die Mundgegend durch die gewöhnlichen, unten zu besprechenden Bewegungen. Die übrigen Körperteile, also auch der Fussrand und dessen hinterstes Ende, zogen sich vom Öle nicht zurück. Ganz ebenso war die Wirkung von Campherstückchen, sehr abweichend jedoch die der 2% Osmiumsäurelösung. Diese reizt Fühler und Mundteile schwächer als Rosmarinöl, aber sehr deutlich reizt sie auch alle anderen blossliegenden Körperteile, den ganzen Fuss und Rücken. Der Geruch der Säure ist lange nicht so intensiv, wie derjenige des Rosmarinöls und Camphers, aber ihre reizende (entzündungserregende) Wirkung auf alle Gewebe ist viel stärker.

Dieser Versuch ist darum besonders wichtig, weil er zeigt, dass die stark riechenden Stoffe (Rosmarinöl und Campher) gerade auf diejenigen Teile am stärksten wirken, welche schon anderweitig, auch durch die wertvolleren Anziehungsreaktionen, als Riechorgane nachgewiesen sind. Weiter zeigt der Versuch, dass nicht die entzündungserregende Wirkung es ist, welche die starke Empfindlichkeit bedingt, sondern die in ihrem Wesen noch ganz unbekannte Eigenschaft der Riechbarkeit. A priori durfte man nicht annehmen, dass Riechbarkeit eines Stoffes für Menschen mit derselben Eigenschaft den tierischen Riechorganen gegenüber zusammenfalle, zahlreiche Versuche haben dies jedoch festgestellt, wenn auch natürlich einige Ausnahmen nicht fehlen.

Ich glaube annehmen zu dürfen, dass ein Teil der Missbilligung, welche Versuche wie die von Graber u. A. zum Zwecke der Feststellung des Riechvermögens gefunden haben, darin seinen Grund hat, dass hierbei isolierte chemische Substanzen verwendet wurden, denen man leichter eine Reizwirkung abnormer Art zutraut, als etwa dem Dufte einer Pflanze, der Ausdünstung eines Tieres oder dem Geruch einer Speise. Wären die Abstossungsreaktionen mit Stoffen letztgenannter Art erzielt worden, so würde vielleicht mancher sie gebilligt haben, der sie jetzt, durch isolierte Chemikalien erzeugt, für wertlos hält. Ich sehe im Gegenteil einen Vorzug darin, wenn isolierte, chemisch definierbare Körper verwendet werden, wobei man genau weiss, dass dieser und kein anderer Stoff es war, welcher wirkte, während man, wenn ein Tier eine bestimmte Pflanze flieht oder aufsucht, zunächst nicht wissen kann, welcher der in ihr enthaltenen Stoffe der wirksame war. Aus demselben Grunde scheint es mir wichtig, die sonstigen Eigenschaften, welche ein Nahrungsstoff ausser seinen chemischen Eigenschaften besitzt, nach Möglichkeit zn eliminieren, woraus die Methode hervorging, die ich in einzelnen Fällen, so bei Actinien und Wasserkäfern, mit gutem Erfolg anwandte: Man reicht dem Tiere statt der Nahrung einen unlöslichen, desshalb geschmack- und geruchlosen Stoff (Filtrierpapier), der bei den verschiedenen Versuchen mit verschiedenen Flüssigkeiten durchtränkt wird. Man kann ihn mit dem Safte der eigentlichen Nahrung, aber auch mit jedem beliebigen anderen Stoffe durchtränken, und hat dann den Vorteil, dass bei den einzelnen Versuchen die statt der Nahrung untergeschobenen Bissen stets dieselben physikalischen Eigenschaften, die gleiche Consistenz, haben und nur chemisch verschieden sind.

Von besonderem Interesse ist es, wenn es gelingt, chemisch definierbare Substanzen festzustellen, welche eine Anziehungsreaktion bei Tieren auslösen, welche ihnen also „angenehm schmecken“. So ist es Pfeffer bei Protisten und Spermazellen gelungen, welche, wie oben erwähnt, durch Apfel-

säure, Zucker und anderen Substanzen angelockt wurden. Graber fand z. B. in der Buttersäure ein Lockmittel für gewisse Käfer, ich habe den Zucker (Trauben- oder Rohrzucker) in vielen Fällen in ähnlicher Weise wirken gesehen.

Leider ist die Zahl derartiger Substanzen noch klein, und wird von derjenigen der entgegengesetzt wirkenden Stoffe um's vielfache übertroffen. Unter diesen giebt es nun auch wieder solche, die in ganz ungeheuren Verdünnungen noch abstossend wirken, wie dies unten wiederholt zu erwähnen sein wird. Concentrationen gewisser Lösungen können oft noch wirksam sein, von denen man sicher sein kann, dass sie die Gewebe des Körpers in keiner Weise direkt schädigen. Wenn z. B. Chinin, Strychnin, oder Vanillin, sowie sie mit der Haut eines Wassertieres in Contact kommen, deutliche (Abstossungs-) Reaktion desselben hervorrufen, so geht nach meiner Ansicht daraus hervor, dass in der Haut dieses Tieres Sinnesorgane sich finden müssen, welche durch leichteste chemische Reize in Erregung geraten. Damit wird es nun sehr wahrscheinlich, dass die Sinnesorgane auch die Bestimmung chemischer Erregung, chemischer Sinnesthätigkeit haben. Denn wo eine Substanz, die den Geweben gegenüber als indifferent bezeichnet werden kann und jedenfalls bei momentaner Einwirkung absolut keine Schädigung derselben bewirkt, deutliche Erregung hervorruft, da, muss man annehmen, werden es viele andere Substanzen auch thun. Ein Sinnesorgan aber, welches etwa dem Tastsinne dienen sollte, und dabei fort und fort inadäquater Reizung durch chemisch wirksame Stoffe, wie solche auch das freilebende Tier oft treffen müssen, ausgesetzt wäre, müsste als höchst unzweckmässig bezeichnet werden. So unzweckmässige Organisation giebt es in der Natur nicht. Viel annehmbarer ist es, dass an demselben Orte, wo wir dem Tiere mittelst einer der zahlreichen abstossenden Substanzen eine unangenehme Empfindung erzeugen können, die uns unbekannten, und natürlich viel spärlicheren, angenehm wirkenden, anziehenden Stoffe ebenfalls Erregung zu erzeugen imstande sind. Da dies nur ein Wahrscheinlichkeitsschluss ist, wird jedenfalls in manchen Fällen die vorstehende Deduktion nicht das Richtige treffen; es wird vorkommen, dass ein Tast- oder Sehorgan durchaus zufällig Empfindlichkeit für einen versuchsweise zugeführten Stoff an den Tag legen wird, ohne darum ein Riech- oder Schmeckorgan zu sein. In der Mehrzahl der Fälle indessen wird ausgeprägte Empfindlichkeit gegen schwache chemische Reize auf das Vorhandensein spezifisch-chemischer Sinnesorgane hindeuten, welche, wie ich glaube, in manchen Fällen andere Funktionen nebenher oder als Hauptthätigkeit besorgen können.

Diese Erwägung ist nicht eine rein aprioristische, vielmehr führen mancherlei Erfahrungen, bei Beobachtung und Experiment gewonnen, auf sie hin. Wenn wir die Funktion eines Sinnesorganes bei einem Tiere erforschen wollen, sind wir ja glücklicherweise nicht darauf angewiesen, alle Schlüsse aus der experimentellen und histiologischen Untersuchung nur dieser einen Tiergattung zu ziehen, vielmehr kommt hierbei die vergleichende Anatomie als mächtiges Hilfsmittel in Betracht. Oft, man kann sagen, meistens, gelingt es nicht, die sich erhebenden Fragen an einer Tiergattung zu lösen. Beispielsweise wenn man die Sinnesorgane am Fühler eines Insektes untersucht und sie mit demjenigen eines anderen Insektes im Bau übereinstimmend gefunden hat, liegt der Gedanke sehr nahe, dass die Funktion in beiden Fällen dieselbe sei. Hat nun in einem Falle das Experiment unter besonders günstigen Verhältnissen Riechvermögen jener Organe konstatiert, so genügt bei der zweiten Insektengattung der Nachweis chemischer Reizbarkeit der Fühler schon, um auch hier das Riechvermögen als ziemlich gesichert betrachten zu dürfen. Gerade in solchen Fällen, wie in dem eben angenommenen lässt es sich oft deutlich zeigen, dass bestimmte Riechstoffe an den Insektenfühlern, deren Riechvermögen auf andere Weise schon sicher festgestellt ist, deutlich reizend wirken, an anderen

Körperteilen desselben Tieres nicht. Reizt dann derselbe Riechstoff auch bei einem Insekt anderer Art nur die Fühler, oder vielleicht nur die Taster, so ist der Schluss gerechtfertigt, dass auch diese Organe Riechorgane seien.

Wir sind in der glücklichen Lage, bei einigen Insekten durch einwandfreie Versuche besonders Forel's und Graber's die Riechorgane genau zu kennen. Prüft man, wie sich diese Insekten gegen ätherische Öle verhalten, so zeigt sich, dass die Riechorgane gegen dieselben sehr empfindlich sind, alle übrigen Teile sehr viel weniger. Dies scheint sehr dafür zu sprechen, dass diese und verwandte Stoffe uns keine falschen Resultate geben, sondern die wirklichen Riechorgane anzeigen. Von vorneherein durfte das nicht angenommen werden, aber die Erfahrung hat dafür entschieden, vorausgesetzt — das muss ich betonen, — dass die Riechstoffe in vorsichtiger Weise angewandt wurden, dass nur ganz kleine Mengen, in nicht zu grosser Nähe und immer nur ganz kurze Zeit einwirkten.

III. Das Riechen im Wasser.

In denjenigen Schriften über die Physiologie des Riechens und Schmeckens, welche auch vom vergleichend-physiologischen Standpunkte die Frage berücksichtigen, pflegt wohl Zweifel darüber geäussert zu werden, ob das „Riechen" der Wassertiere demjenigen der Landtiere (oder richtiger Lufttiere) im Wesen gleich sein könne, oder ob nicht vielleicht das Riechen im Wasser etwas dem Schmecken ähnliches sei. Die Auffassungen, zu welchen die einzelnen Autoren hierin kommen, sind wesentlich verschieden, je nachdem die betreffende Abhandlung in die Zeit fällt, wo das sogenannte Weber'sche Gesetz über das Verhalten flüssiger Stoffe zum Geruche noch galt, oder nach dessen Umstossung durch die vielcitierten Versuche Aronsohn's verfasst wurde. Das genannte Gesetz, zunächst nur für den menschlichen Organismus aufgestellt, bildete nämlich ein schwerwiegendes Hindernis in den Augen derjenigen, welche den Wassertieren in derselben Weise wie den Lufttieren Riechvermögen zusprechen wollten. Das Weber'sche Gesetz lautete in Kürze so: Riechende Flüssigkeiten, in die Nase gebracht, erzeugen keine Geruchsempfindung. Der Riechnerv sollte nur von gasförmigen Stoffen erregt werden. Die Unrichtigkeit dieses Satzes ist von Aronsohn (6; 7) in überzeugender Weise experimentell nachgewiesen. Damit ist ein, und wie vielfach angenommen wird, das wichtigste Bedenken gegen die Annahme von Riechvermögen bei Wassertieren gehoben und nach der Annahme neuerer Autoren erwiesen, dass Wassertiere „riechen."

Ich kann dem nicht zustimmen, halte vielmehr das Riechvermögen für an die Gegenwart von Luft gebunden. Massgebend für die Art, wie jeder in dieser Frage sich entscheidet, ist die Definition, die er für Geruch und Geschmack aufstellt. Die Definition, an welche ich mich halte, ist folgende:

Riech- und Schmeckvermögen sind die beiden Teile **eines** Sinnes, der abkürzend als **chemischer Sinn** bezeichnet werden kann. Dieser Sinn, bez. seine Organe, ermöglichen dem Tiere die Erkennung bestimmter Stoffe vermöge deren chemischer Eigenschaften, sowie die Unterscheidung der Stoffe in zwei oder

mehrere Gruppen, ebenfalls nur vermöge deren chemischen Eigenschaften. Ein Teil der Organe des chemischen Sinnes (Riechorgane) wird vermöge seiner anatomischen Lage nur von gasförmigen Reizstoffen getroffen, ein anderer nur von flüssigen (Schmeckorgane). Verschiedene andere, von dieser mehr oder weniger abweichende Definitionen liegen den Abhandlungen über Riech- und Schmeckvermögen und ihre Organe teils ausgesprochenermassen, teils unausgesprochen zu grunde. Es sind allerlei Gesichtspunkte in die Definition hereingezogen worden, welche teils die allgemeine Giltigkeit derselben beeinträchtigen, teils geradezu unrichtig sind.

Der eben gegebenen Definition steht die von Forel (106) nahe:

Définition de l'odorat: Un sens spécial, qui permet à l'animal de reconnaître à distance par une énergie spéciale quelconque la nature (chimique) de certains corps. . . . . Le goût n'est chez nous qu'un sens chimique de contact servant à discerner la qualité chimique des substances non volatiles, à les distinguer les unes des autres à l'aide d'une énergie spéciale rapprochée par sa qualité de celle de l'odorat.

Forel setzt also an Stelle der Unterscheidung nach dem Aggregatzustand des Reizstoffes die Unterscheidung: à distance und au contact. Der Grundgedanke ist freilich derselbe, kann aber in der letzteren Form leicht missverstanden werden. Mit der Behauptung, dass der Geruch Wahrnehmung auf Distanz gestatte, soll ja doch nicht gesagt sein, dass die Riechstoffe eine fernwirkende Kraft hätten, vergleichbar dem Lichtstrahl; sondern materielle Bestandteile des riechenden Stoffes müsse das Sinnesorgan ebensowohl berühren, wie schmeckende, wenn die entsprechende Sinneserregung eintreten soll

Dass die Befürchtung eines solchen Missverstehens der Fernwirkung des Geruches nicht unbegründet ist, scheint mir aus einer Bemerkung Aronsohn's hervorzugehen, welcher sagt (6 pg. 325):

„Um mich augenscheinlich von dem Riechvermögen der Fische zu überzeugen, warf ich zweien Goldfischen, von deren gutem Appetit ich mich vorher überzeugt hatte, stark mit Nelkenöl oder Tinct. asae foetidae getränkte Ameiseneier vor. Sobald die Fische die Eier liegen sahen, kamen sie herangeschwommen und wollten schnell nach ihnen greifen; kaum hatten sie die Eier aber nur ganz oberflächlich mit der Schnauze berührt, so schnellten sie flugs zurück. Dies konnte aber noch als Folge eines Reizes auf die Schnauze aufgefasst werden; dass aber dem nicht so sei, dass das Fahrenlassen der Beute nur durch die unangenehme Geruchsempfindung bedingt war, das bewiesen die Fischchen in vielen anderen Fällen, wo sie sich schon aus einer Entfernung von einigen Millimetern mit den ausgesprochensten Erscheinungen des Unwillens von der lieben Speise abwandten."

Der „Reiz auf die Schnauze" ist offenbar als ein chemischer betrachtet, was aber ist die Geruchsempfindung anderes, als der Ausdruck eines chemischen Reizes? Ich kann den betreffenden Abschnitt aus Aronsohn's Abhandlung nicht anders verstehen, als dass darin implicite die Anschauung liegt, dass das Riechen eine Fernwirkung sei, ähnlich wie das Sehen und Hören. Das aber ist unzweifelhaft falsch.

Übrigens denkt sich Aronsohn die Prüfung des Riechvermögens bei Fischen auch bedeutend leichter, als sie es in Wirklichkeit ist.

Betrachten wir die weiteren Kriterien, die zur Unterscheidung des Geruchs- und Geschmackssinnes angegeben sind.

Es ist mehrfach behauptet worden, Geruchsorgane müssten immer am Kopfe und zwar in der Medianlinie liegen. Dadurch sei z. B. ausgeschlossen, dass die Fühler der Insekten dem Geruche dienen, diese seien vielmehr den „Ohren“ zu vergleichen (Paasch 230, Wolff 333, Graber 122). Ohne mich auf die Wiederlegung derartiger Ansichten einzulassen, will ich nur daran erinnern, dass nicht einmal beim Menschen jene Behauptung zutrifft. Bekanntlich ist auch hier das Riechorgan paarig angelegt, und nur die „Nase“ als Ganzes ist beim fertigen Menschen äusserlich unpaarig. Die Nase aber ist nicht das Geruchsorgan.

Etwas grössere Bedeutung muss der Ansicht zugemessen werden, nach welcher Riechorgane immer an der Mündung des Atmungsapparates liegen sollten. In den zahlreichen Arbeiten, welche schon zu Anfang dieses Jahrhunderts über die Riechwerkzeuge der Insekten geschrieben wurden, herrscht diese Anschauung vor. Dann aber, als der experimentelle Nachweis ihrer Unrichtigkeit von mehreren Seiten (Dönhoff (72), Perris (234) u. A.) geliefert wurde, verliess man sie allgemein. Überraschend war es daher, als der alte Gedanke im Jahre 1877 von G. Joseph wieder vorgebracht wurde. Joseph (150) bezeichnete mit Bestimmtheit die Mündungen der Tracheen, die Stigmen der Insekten als Sitz des Geruches, beschrieb an denselben innervierte „Geruchsgürtel“ und suchte seine Ansicht durch einige Versuche an lebenden Tieren zu stützen. Die Versuche konnten von keiner Seite bestätigt werden und die Geruchsgürtel hat nach Joseph niemand gesehen. Der rasch sich erhebende Widerspruch scheint den genannten Forscher überzeugt zu haben, denn eine ausführliche Bearbeitung der Frage, die nach der ersten kurzen Mitteilung zu erwarten war, blieb aus.

In seiner grossen phantasiereichen Schrift über das Riechorgan der Biene findet Wolff (l. c.) dasselbe zwar an der Gaumenplatte, nimmt aber einen besonderen Saugmechanismus an, der nach Art eines Respirationsapparates die Aussenluft zu den Riechhaaren treibt.

Wolff's Hypothese, anfangs von Graber anerkannt, ist jetzt gänzlich verlassen.

Doch die Theorie der notwendigen Verknüpfung des Riech- und des Atemorganes hat noch nicht die verdiente Ruhe gefunden; denn wenn auch betreffs der Insektenriechorgane die Anschauungen sich jetzt geklärt haben, so taucht doch immer noch von Zeit zu Zeit die Vermutung auf, es möchte das Riechorgan der Schnecken und sonstiger Mollusken mit den Atmungsorganen zusammenhängen. Versuche in dieser Hinsicht fehlten bisher ganz. Ich habe solche angestellt und habe jene Vermutung keineswegs bestätigt gefunden.

In Wirklichkeit steht die Sache so, dass ein Zusammenhang zwischen Atmung und Riechen weder an sich notwendig, noch auch erfahrungsgemäss überall vorhanden ist. Notwendig ist, dass die Riechstoff-geschwängerte Luft zu den Endapparaten des Riechnerven gelangt. Diesen Zweck zu erreichen, hat die Natur die sämtlichen drei denkbaren Wege eingeschlagen: entweder gelangen die riechenden Dämpfe durch einfache Diffusion, unterstützt von zufälligen Luftströmungen, zu den Riechorganen, oder die Dämpfe werden durch einen besonderen Mechanismus zu diesen hinbewegt, angesaugt, oder endlich die Riechorgane werden in der Luft hin- und herbewegt, so dass sie mit den Riechstoffen in ausgiebige Berührung kommen; denselben Zweck erreichen die Tiere, welche ein Riechorgan in der Nase haben, durch stossweises Einziehen der Luft, „Schnüffeln.“

Den ersten Modus treffen wir z. B. bei den Landschnecken und landbewohnenden Würmern, wenn auch, namentlich bei den ersteren, schon die Riechorgane aktiv etwas bewegt werden, den zweiten bei Wirbeltieren, den dritten bei den Insekten.

Die Bewegung, welche von Tieren aktiv entweder der Atemluft oder den Riechorganen gegeben wird, hat den Zweck, erstens zahlreichere riechende Gasteile mit dem Riechorgane in Berührung zu bringen, zweitens aber durch wiederholte raschfolgende Berührung mit jedem einzelnen Gasteilchen den Reizeffekt zu steigern. Es ist klar, dass der angestrebte Zweck gleich gut erreicht wird, wenn z. B. die Fühler einer Schlupfwespe in konstanter zitternder Bewegung sind, wie wenn ein Säugetier die Luft in seine Nase schnüffelnd einzieht.

Es giebt Insekten, denen diese beiden Möglichkeiten des Luftwechsels fehlen, indem ihre Riechorgane nur geringer aktiver Bewegung fähig sind (*Musciden, Lepidopteren*). Man wird erwarten dürfen, dass diese Tiere im Ruhestande nicht fein riechen. Das Experiment bestätigt die Vermutung, gleichwohl können diese Tiere im Fluge ein äusserst scharfes Riechvermögen besitzen; die rasche Vorwärtsbewegung ersetzt dann schon einigermassen die aktive Bewegung der Fühler. Besonders wichtig wird es auch sein, dass das ganze Tier, und mit ihm die Fühler, während des Fluges nicht ruhig dahin schweben, sondern wenigstens bei den Insekten mit schnellem Flügelschlage, in steter vibrierender Bewegung sich befinden, welche dasselbe leistet, wie das aktive Vibrieren der Ichneumonidenfühler.

Aus dem Gesagten geht wohl zur Genüge hervor, dass, wenn Experimente die Lokalisation des Riechvermögens getrennt vom Atmungsorgane nahelegen, der Mangel aktiver Luftzufuhr durch die Atmung jedenfalls kein Grund zum Zweifel an der Richtigkeit dieses Resultates ist.

—

Man hat weiterhin behauptet, integrierender Bestandteil eines Riechorganes sei eine befeuchtete Schleimhaut, deren Drüsensekret besondere Eigenschaften haben müsse, (z. B. Wolff's Riechschleimdrüse der Biene). Diese von anthropomorphisierender Tendenz eingegebene Behauptung ist durchaus willkürlich und nicht zutreffend. Wir haben eine viel zu geringe Kenntnis von den beim Riechen und Schmecken sich abspielenden Vorgängen, um solche Erklärungsversuche in anderer als in hypothetischer Form aufzustellen. Man kann die Wirkungsweise der Riechstoffe durch eine Hypothese zu erklären suchen, muss aber dann die Hypothese den Thatsachen anpassen, und nicht umgekehrt die Thatsachen läugnen, die nicht zur Hypothese stimmen; und Thatsachen sind es, die Perris u. A. schon lange festgestellt haben: Insekten riechen eben auch ohne Schleimhaut.

In ähnlicher Weise, wie man Riechen und Atmung in Zusammenhang brachte, aber vielleicht mit mehr Berechtigung, betrachtete man den Geschmackssinn als an den Eingang des Nahrungskanals, den Mund geknüpft. Die teleologische Auffassung der Bedeutung sowohl des Schmeck- wie des Riechvermögens erfreut sich einer besonderen Popularität, und zwar wird der teleologische Begriff dabei etwas plump angefasst. Man hat diese Anschauungsweise etwa in den Satz zusammen gefasst: der Geruchssinn ist der Wächter des Respirationsapparates, der Geschmack der Wächter des Darmkanals.

Diese Auffassung ist eine ganz einseitige und desshalb unzureichende. Sie lässt wichtige Funktionen der beiden Sinne ganz ausser Acht. Nicht einmal die Funktionen der menschlichen chemischen Sinne charakterisiert sie genügend. Es ist überhaupt zu beachten, dass es eine vom teleologischen Standpunkte ausgehende Definition der einzelnen Thätigkeiten des Riech- und Schmeckvermögens nicht in allgemeiner Fassung geben kann, sondern dass sie für jede Tiergattung anders lauten müsste. Was man über den Zweck des chemischen Sinnes im allgemeinen sagen kann, ist in der obenstehenden Definition desselben ausgesprochen (pg. 49). Was darüber hinausgeht, gilt nicht mehr allgemein für alle Tiere.

Die Bedeutung des Riechorganes als Schutzmittel für den Respirationstraktus ist bekanntlich eine der nebensächlichsten und zweifelhaftesten. Weder ist Zusammenwirken mit der Atmung für das Riechen notwendig, wie wir sahen, noch ist die Atmung auf den Schutz des Riechorganes angewiesen. Richtiger ist es, dass das Schmeckvermögen bei der Nahrungsaufnahme von Wert ist. Neuerdings aber, wo man auch Schmeckvermögen an anderen Stellen als am Munde kennt, ist auch die Beziehung zwischen Nahrungsaufnahme und Geschmackssinn nicht mehr ausreichend, um diesen Teil des chemischen Sinnes gegen den andern, den Geruch, abzugrenzen.

Nachdem so auch der Versuch fehlgeschlagen, aus dem Zweck oder der Aufgabe der beiden Teile des chemischen Sinnes eine Definition derselben herzuleiten, welche geeignet wäre, eine scharfe Abgrenzung beider zu gestatten, wie wir sie brauchen, bleibt noch ein Gesichtspunkt zu berücksichtigen. Der Auffassung mancher Physiologen wird es entsprechen, wenn man sagt: Geruchs- und Geschmackssinn sind dadurch absolut scharf geschieden, dass ihre Sinnesapparate verschiedene spezifische Energien besitzen, dass die von beiden Sinnen vermittelten Empfindungen verschieden sind.

Ich kann dem nicht zustimmen. Indem ich zunächst davon absehe, dass ich die spezifische Verschiedenheit der Geruchs- und Geschmacksempfindungen beim Menschen nicht anerkenne (worauf ich sogleich zurückkommen werde), ist zu betonen, dass wir, indem wir jene Unterscheidung der beiden Sinne als die massgebende ansehen, die Möglichkeit aus der Hand geben, vergleichende Untersuchungen über Geruch und Geschmack bei Tieren anzustellen: Wir könnten ja nie sagen, ob im einzelnen Falle das Tier eine Geschmacks- oder Geruchsempfindung gehabt hat.

Nach den einleitenden Bemerkungen über die Unterscheidung der Sinne überhaupt erscheint es mir zweckmässig und notwendig, dasselbe Prinzip, nach dem die Sinnesthätigkeiten in vier Primitivsinne getrennt wurden, auch zur Unterscheidung der beiden Unterabteilungen des chemischen Sinnes zu verwenden. Geruch und Geschmack gehören insofern zusammen, als sie beide durch chemische Sinnesreize in Thätigkeit gesetzt werden: Sie bilden somit zusammen den chemischen Sinn oder die chemischen Sinne.

Das Unterscheidungsprinzip zwischen den beiden Teilen muss nun wieder die Reizform sein, denn — und hiermit komme ich auf meine oben ausgesprochene Behauptung zurück — spezifisch durch die Empfindungsqualität getrennt sind die beiden Sinnesthätigkeiten des Riechens und Schmeckens nicht.

Ich will nicht so sehr darauf Wert legen, dass nach meinem subjektiven Urteil die ausgeprägten Geruchsempfindungen den Geschmacksempfindungen weit eher vergleichbar sind, als jeder anderen Gattung von Sinnesempfindungen. Am wichtigsten scheint mir vielmehr folgende Thatsache, die allgemein bekannt ist: Eine grosse Zahl derjenigen Eindrücke, die für gewöhnlich als Geschmacksempfindungen aufgefasst und bezeichnet werden, werden in Wirklichkeit durch den Geruch perzipiert. Aber selbst demjenigen, welcher dieser Thatsache vollständig sich bewusst ist, ist es nicht möglich, in dem Wesen dieser sogenannten aromatischen Geschmacksarten einen durchgreifenden Unterschied gegenüber den wirklichen Gesckmackseindrücken ausfindig zu machen. Man mag es sich so klar machen, wie man will, dass man Vanille nicht schmeckt, sondern riecht: sowie man sie im Munde hat und sie als solche erkennt, glaubt man sie zu schmecken und nicht zu riechen. Es kommt ein weiterer Umstand hinzu: Die meisten Menschen leben ruhig im Glauben, sie schmecken diese Stoffe, das Organ der Wahrnehmung für sie befinde sich im Munde. Die Empfindung wird also ganz falsch lokalisiert. Auch auf die Natur der Empfindung ist diese falsche Lokalisation von Einfluss, wie folgende Beobachtung zeigt, die ich an mir mache, die aber auch für andere zutreffen wird. Folgende drei Versuche gehören zusammen:

I. Ich rieche an einem duftenden Stoffe, (welcher der Reinheit des Versuches halber am besten ein chemisches Individuum, kein Gemisch ist, und geschmacklos sein muss, etwa Vanille, Naphthalin), indem ich ihn vor die Nase halte, die Luft einziehe und mir den Geruch möglichst genau einpräge.

II. Von demselben Stoffe bringe ich eine kleine Quantität in den Mund, etwa in Wasser gelöst; zunächst empfinde ich gar nichts, als die Gegenwart des Wassers im Munde. Mache ich nun aber Schluckbewegungen, so glaube ich den in Wirklichkeit geschmacklosen Stoff ganz deutlich im Munde, an Zunge und Gaumen wahrzunehmen, und zwar mit einem ganz spezifischen „Geschmack". Zugleich aber erscheint mir die Natur der Empfindung anders als im ersten Versuche. Dies ist eine Sinnestäuschung, die nur dadurch bedingt ist, dass ich im einen Falle (I) genau weiss, dass ich den Stoff rieche, während ich mich im zweiten Falle nicht von der gewohnten Vorstellung los machen kann, dass ich den Stoff im Munde wahrnehme, dass ich ihn also schmecke. Diese falsche Vorstellung reicht aus, der Empfindung eine besondere Färbung zu geben.

III. Ich halte den Riechstoff vor den offenen Mund und sauge die riechende Luft durch diesen ein, ohne etwas in die (am besten zugehaltene) Nase gelangen zu lassen. Jetzt schliesse ich den Mund bei noch zugehaltener Nase, und empfinde noch gar nichts von dem Riechstoff. Jetzt lüfte ich bei geschlossenem Munde das Gaumensegel, öffne gleichzeitig die Nase und empfinde sofort den charakteristischen Eindruck des betreffenden Geruchs. Dabei ist die Lokalisation äusserst unvollkommen, — selbst bei scharfer Aufmerksamkeit vermag ich den Ort der Wahrnehmung nicht zu erkennen. Die Empfindung selbst erscheint mir wieder anders gefärbt als in Versuch I und II. Auch diese scheinbare Verschiedenheit scheint mir nur auf der ungleichen Lokalisation zu beruhen. Im Falle I weiss ich, ich rieche den Stoff mittelst der Nase, im Falle III bin ich völlig desorientiert, denn dass mir sehr häufig riechende Dämpfe in die Choanen vom Rachen aus aufsteigen, das sagt mir der Verstand, aber ich fühle es nicht, und darum wird mein Urteil verwirrt, wenn ich einmal bewusster Weise Gerüche von hinten her in die Nase kommen lasse. In dem Falle II, wo ich die riechende Flüssigkeit im Munde habe, weiss ich dies, und erwarte nun, ich würde, wenn überhaupt eine Empfindung, eine Geschmacksempfindung haben, und wenn nun, bei Öffnung des hinteren Zuganges zur Nase, die Empfindung eintritt, glaube ich, es sei eine Geschmacksempfindung und lege ihr noch obendrein Eigenschaften bei, die sie nicht hat. Denn ich empfinde den gleichzeitigen Kontakt an Zunge und Gaumen mit der Flüssigkeit und vermenge diesen Eindruck mit jenem. Ob also eine Empfindung dem Geruchs- oder Geschmackssinne angehört, entscheidet man in irgendwie schwierigen Fällen nicht nach der Natur der Empfindung, sondern nach dem Orte, wo diese (scheinbar) zustande kommt.

Dies zur Illustration des Satzes, dass der menschliche Geruchssinn nicht durch die spezifische Natur der Empfindungen vom Geschmackssinne geschieden ist. Nur der Aggregatzustand des Reizstoffes ist das unterscheidende, wozu in den meisten Fällen noch eine örtliche Trennung der Stelle der Perception kommt, indem die eine sinnesempfindliche Stelle nur von gasförmigen, die andere von flüssigen und festen Reizstoffen berührt wird. Aber selbst die Verschiedenheit des Aggregatzustandes des Reizstoffes trennt beide Sinne nicht scharf; denn, wie schon erwähnt, vermögen auch flüssige Stoffe den Riechnerven und bekanntlich auch gasförmige (Chloroformdampf) den Geschmacksnerven zu erregen. Da dies jedoch experimentell erzeugte Vorgänge nicht natürlicher Art sind, haben wir dieselben nicht zu berücksichtigen, sondern nennen Riechen: die Fähigkeit dampfförmige Stoffe wahrzunehmen und zu unterscheiden, Schmecken: dieselbe Eigenschaft flüssigen Stoffen gegenüber.

Hieraus ziehe ich den weiteren Schluss: Es ist nicht gerechtfertigt, bei Wasser-

tieren neben dem Geschmackssinne noch einen besonderen Geruchssinn anzunehmen, sondern beide Funktionen fallen in eine einzige zusammen.

Im folgenden gedenke ich die Momente für und wider diese Anschauung abzuwägen.

E. Jourdan hat sich, wie ich glaube, ein grosses Verdienst damit erworben, dass er in seinem Buche über „die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere“ zum ersten Male den entscheidenden Schritt that, viele der seither als Riechorgane angesprochenen Sinnesorgane von Wassertieren unter den Geschmacksorganen zu behandeln. Ich war damals (zur Zeit des Erscheinens der deutschen Übersetzung) schon zu dieser Anschauung gekommen — dass die Publikation dieser zu jener Zeit in der Hauptsache schon fertigen Arbeit so sehr sich verspätet, hängt mit ihrer Ablieferung zur Preisbewerbung zusammen) und fand in Jourdan's Schrift eine willkommene Bestätigung.

Freilich unterlässt es Jourdan gänzlich, die Begründung dieser prinzipiell wichtigen Frage zu untersuchen, sowie die möglichen Einwände zu bekämpfen.

Jourdan ist nicht der erste, der diese Ansicht ausgesprochen. Ich erwähnte schon, dass zahlreiche Forscher das Riechvermögen der Wassertiere bezweifelt haben, ohne doch der Frage irgendwie näher zu treten, und namentlich ohne die praktischen Konsequenzen zu ziehen, wie sie Jourdan und ich gezogen haben.

Ich citiere als Beispiel einer solchen Äusserung eine Stelle aus dem ausgezeichneten von Bidder geschriebenen Artikel „Riechen“ in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie:

„Man hat auch von einer Verbreitung der Riechstoffe im Wasser gesprochen; in dieser Ausdrucksweise verbirgt sich eine Unklarheit der Begriffe. Dass abgelöste Partikeln eines sonst riechenden Körpers durch eine tropfbare Flüssigkeit sich ausbreiten können, ist nicht zu leugnen. Aber eben dadurch hören sie auf, riechbar zu sein. Der Riechstoff muss luftförmig sein, durch Luft uns zugeführt werden, sonst ist er nicht riechbar, und wenn Wasser Geruchsempfindung hervorrufen kann, so beruht es eben darauf, dass Partikeln desselben verdunsten, und das Riechbare mit sich fort in die Atmosphäre führen. Dass das mit Riechstoffen geschwängerte Wasser unmittelbar als tropfbare Flüssigkeit Geruchsempfindung erzeugen könne, hat man namentlich durch den Umstand beweisen wollen, dass Fische dem Köder auf ziemliche Entfernung nachgehen. Doch darf hier noch immer dem Zweifel Raum gegeben werden, dass es schwer zu entscheiden ist, ob diese Tiere dabei durch den Geruch oder nicht vielmehr durch das Gesicht oder den Geschmack geleitet werden. So lange nicht der Beweis geliefert wird, dass jemand bei einem continuirlich durch die Nase gehenden und dieselbe völlig anfüllenden Wasserstrom die in letzterem etwa eingeschlossene Luft riechen könne, dürfen wir billiger Weise zweifeln, dass den Fischen und anderen nur unter Wasser lebenden Tieren ein Geruchsvermögen nach unseren Begriffen zukomme.“ —

Das gerade Gegenteil dieser Bidder'schen Anschauung, nach welcher nur flüchtige Stoffe gerochen werden, ist die Schlussfolgerung Aronsohn's (l. c.), welche dieser aus seinen Versuchen über die Riechbarkeit von Flüssigkeiten zieht und deren Sinn kurz formuliert ist: auch geruchlose Stoffe sind riechbar! Aronsohn weist experimentell nach, dass es ein grosser Irrtum ist, wenn man glaubt, Salze, wie Chlornatrium oder Magnesiumsulfat, riechen nicht; in geeigneter Lösung in die Nase gebracht, erzeugen sie vielmehr eine deutliche Geruchsempfindung. Ich kann die Thatsache bestätigen, möchte mich aber davor hüten, die Konsequenz zu ziehen, wie sie Aronsohn zieht. Wenn man den Kopf vorn über beugt und die Nase mit der Salzlösung füllt, ist dies ein Zustand, der nicht als

normal bezeichnet werden kann, und es ist daher nicht wohl möglich, die Bezeichnung eines normal-physiologischen Vorganges auf ihn zu übertragen. Ich möchte daher die bei diesem Versuche sich abspielende Sinnesthätigkeit so wenig „Riechen“ nennen, wie ich einen Faustschlag ins Gesicht darum „sichtbar“ nenne, weil er, das Auge treffend, Lichtempfindung hervorruft.

Wir haben daran festzuhalten, dass normalerweise schmeckbare Stoffe flüssig oder wenigstens in dem die Schmeckorgane eventuell bedeckenden Sekrete löslich sein müssen, riechbare Stoffe gasförmig oder dampfförmig, also flüchtig sein müssen. Das letztere ist darum nötig, weil das Riechorgan in den meisten Fällen frei in die Luft ragt und die Gegenstände nicht berührt; die chemischwirksamen Bestandteile derselben müssen daher, um Erregung zu erzeugen, in die Luft übergehen. Ob es nötig ist, dass sie sich auf den Riechorganen wieder verdichten, wie es auf feuchten Schleimhäuten wohl geschehen muss, wissen wir nicht. Die trockenen Riechorgane der Insektenfühler sprechen nicht zu Gunsten dieser Annahmen.

Die näheren Bedingungen der Riechbarkeit eines Stoffes kennen wir nicht. Man weiss, dass nicht alle flüchtigen Stoffe riechbar, nicht alle flüssigen schmeckbar sind. Aronsohn stellt als Bedingung für Riechbarkeit auf, die Riechstoffe müssten zusammengesetzt sein, die Elemente riechen nicht. Mit welcher Berechtigung Aronsohn die Riechbarkeit des Chlor, Brom, Jod, Fluor, Ozon, (Arsen? Phosphor?) leugnen zu dürfen glaubt, teilt er leider nicht mit.

Ganz anders stellt sich G. Jäger die Sache vor. Ihm ist sogar das Gold ein Riechstoff: — Hunderte von Schülern und Zuhörern haben nach Jäger's Aussage „sogar die jenseits aller Vorstellung liegende . . .“ „500. Potenz (!) von metallischem Gold“ „nicht nur gerochen, sondern sogar geschmeckt“. — „Also der Mensch kann recht wohl, er will nur nicht“ (!!) (G. Jäger, homöopathische Verdünnung, Stuttgart 1889 pg. 36).

Es erhebt sich nun die Frage, welche Gründe es für die Annahme giebt, dass die Bedingungen der Riechbarkeit einer Substanz auch im Wasser erhalten bleiben können, dass somit Riechstoffe und Schmeckstoffe auch im Wasser noch etwas verschiedenes darstellen.

Ganz kurz kann ich mich bezüglich der Anschauung fassen, welche sich zuweilen bemerklich macht, und für welche ich als Beispiel eine Äusserung Aronsohn's angeführt habe, der Anschauung, als ob das Riechen vor dem Schmecken die Eigenschaft voraus hätte, dass die Riechstoffe auf die Entfernung hin wirkten, die Schmeckstoffe nur bei Kontakt. Oberflächlich betrachtet trifft dies für Lufttiere zu, indem die Luft als Trägerin der Riechstoffe eine allseitige und freiere Beweglichkeit hat, als Flüssigkeiten, und vor allem deshalb, weil die Gase das Bestreben der Diffusion, der gleichmässigen Mischung haben, welches den Flüssigkeiten nahezu fehlt. Für die Verhältnisse im Wasser könnte jene Eigenschaft der Gase und Dämpfe, mithin der Gerüche, nur dann in dem obigen Sinne verwertet werden, wenn sie die weitere Eigenschaft hätten, das Wasser in ähnlichem Masse widerstandslos zu durchdringen, wie es der hypothetische Äther durchdringt. Dies ist aber bekanntlich nicht der Fall.

V. Graber (118) hat die Frage des Riechens im Wasser von einer andern Seite in Angriff genommen, welche ihm ein neues Licht auf den Gegenstand zu werfen schien. Graber untersuchte die Einwirkung von (Luft-)Riechstoffen auf aus dem Wasser genommene Wassertiere, sowie auf solche, die im Begriffe sind, das Wasser zu verlassen. Ich habe die Versuche Graber's nachgemacht, auf andere Tiere und andere Reizstoffe ausgedehnt und die Versuchsmethoden zum Teil abgeändert. Die Ergebnisse im Einzelnen sind weiter unten im speziellen

Teile angegeben und weichen von denjenigen Graber's wenig ab. Ich lege auf diese Versuche wenig Wert, und betrachte sie namentlich als keineswegs geeignet, einen Unterschied zwischen Riech- und Schmeckvermögen, bezw. den beiden Arten der Sinnesorgane aufzudecken. Wo ich die Einwirkung flüssiger und dampfförmiger Reizstoffe bei Wassertieren neben einander untersucht habe, habe ich niemals für die Aufnahmestellen der beiden Reizarten getrennte Lokalisation gefunden. Geruchsempfindliche Stellen bei Wassertieren waren stets auch für Geschmackseindrücke empfänglich

Auf einen Punkt in den Mitteilungen Graber's muss ich hier, seiner principiellen Wichtigkeit halber, näher eingehen. Graber betont die Möglichkeit der Wirkung der Luftriechstoffe durch eine Wasserschicht hindurch. Er sagt wörtlich (118 pg. 387):

„Voran stelle ich zunächst eine Thatsache, die für die richtige Erkenntnis der Perception von Luftriechstoffen unter Wasser von Wichtigkeit ist. Bei *Lymnaea*, *Paludina*, *Planorbis* und anderen Wasserschnecken gelang es mir zu konstatieren, dass sie auf diverse ihnen über dem Wasserspiegel (an einem dünnen Glasstäbchen) möglichst nahe gebrachte Riechmaterie, (wie z. B. *Ol. rosae, thymi*, Birnäther, *Assa foetida* etc.) durch Zurückziehung ihres Weichkörpers im Mittel schon nach einer halben bis 5 sec reagieren und zum Teil auch dann, wenn zwischen dem Riechbaren und dem Perceptionsorgane eine Wasserschicht von 1—2 mm sich befindet." —

Ich habe ähnliche Versuche an zahlreichen Schnecken und Würmern gemacht, muss aber gleich hinzufügen, dass ich eine momentane Einwirkung durch eine 2 mm tiefe Wasserschicht selbst bei den stärkst wirkenden Stoffen nie wahrnahm. Sicher ist jedoch, dass nicht nur im Wasser leicht lösliche Stoffe (Alkohol),[1]) sondern auch wenig lösliche Stoffe (Chloroform, ätherische Öle) durch eine Wasserschicht (von gegen 1 mm Dicke) hindurch fast momentan reizend wirken können.

Die oben citierten Sätze aus der Abhandlung Graber's glaube ich so verstehen zu müssen, dass Graber durch die erwähnten Versuche zu der Ansicht gekommen ist, Luftriechstoffe seien auch unter Wasser riechbar, und zwar in der Weise, dass das Wasser die Ausbreitung der riechenden Dämpfe in ähnlicher Weise gestatte, wie die Luft. Ich meine, jene Versuche geben im Gegenteil Anlass zu betonen, dass die reizenden Stoffe nur eine ganz dünne Wasserschicht durchdringen, von weiterem Vordringen aber abgehalten werden, fast wie von einem festen Körper. Eine Durchdringung des Wassers durch Gase und Dämpfe als solche, etwa in der Weise, wie der hypothetische Äther alle Stoffe durchdringt, ist nicht denkbar, ebensowenig Mischung von Gas und Wasser, wie sich 2 Gase mischen und gegenseitig verdrängen können. Gase können, soviel wir wissen, im Wasser nur in zweierlei Gestalt vorhanden sein, entweder grob mechanisch in Blasen zurückgehalten, oder absorbiert (gelöst). Ich glaube aber, bei den genannten Versuchen Graber's und den meinigen wirken die riechenden Stoffe gar nicht in Gasform, sondern als Flüssigkeiten. Die verwendeten Substanzen sind bei Zimmertemperatur flüssig, aber verdampfbar. Von dem mit Äther und dergleichen befeuchteten Glasstabe strömen die Dämpfe mit Heftigkeit gegen die Wasserfläche, speziell bei Äther und Benzol so energisch, dass das Wasser in deutlich strömende Bewegung gerät und leichte schwimmende Teilchen irgend welcher Art von dem Riechstoff abgestossen zu werden scheinen.

[1]) Von mehreren Experimentatoren, so auch von Graber (s. o.) wird *Asa foetida* als flüssiger Riechstoff verwendet: sollte sie in alkoholischer Tinktur verwendet sein? Mehrfach habe ich gefunden, dass alkoholische Tinkturen zu Riech- und Schmeckversuchen angewendet wurden, und muss darauf hinweisen, dass in solchen Fällen die Wirkung des Alkohols diejenige des betreffenden Riech- oder Schmeckstoffes weit überwiegt. Alkoholdämpfe reizen so heftig, dass sie zu derartigen Versuchen nicht geeignet sind. Ich selbst habe anfangs wiederholt jenen Fehler gemacht.

Bei der Berührung mit der kalten Wasserfläche kondensieren sich die Dämpfe; manche der so verdichteten Flüssigkeiten mischen sich ohne weiteres mit dem Wasser (Essigsäure, Ammoniak) und gelangen so zur Reizwirkung in derselben Weise, wie wenn man ihre wässerige Lösung einfach hätte zufliessen lassen.

Von den letztgenannten Stoffen etwas verschieden verhalten sich diejenigen, die bei der Mischung mit Wasser heftige Wirbelbewegungen veranlassen, wie Alkohol, Äther, Chloroform. Durch die oberflächlichen Wirbel werden die kondensierten Flüssigkeitsteilchen sofort in die tieferen Schichten gerissen und gelangen so rascher und energischer zur Wirkung als die Stoffe der ersten Gruppe (Ammoniak und Essigsäure). Diese Thatsache ist indessen vielleicht auch zum Teil dadurch zu erklären, dass die Stoffe der zweiten Gruppe leichter flüchtig sind als die der ersten, und so gleich grössere Mengen auf einmal zur Wirkung kommen. Beim Chloroform liegt noch der besondere Fall vor, dass es, viel schwerer als Wasser, unterzusinken strebt. Ob so kleine Mengen, wie sie an der Wasserfläche sich kondensieren werden, übrigens wirklich untersinken, ist mir zweifelhaft; lässt man nämlich einen kleinen Tropfen Chloroform aus sehr geringer Höhe ins Wasser fallen, so sinkt er meistens nicht unter, sondern verbreitet sich wie Öl an der Oberfläche. Offenbar ist die Oberflächenspannung des Wassers stark genug, um das Gewicht des in Wasser sehr wenig löslichen Tropfens zu überwinden.

Die ätherischen Öle bilden eine dritte Gruppe von Riechstoffen, die der in Wasser fast unlöslichen. Sie sind durchgängig leichter als Wasser und breiten sich auf demselben in dünner Schicht aus. Sie wirken ebenfalls „durch eine Wasserschicht hindurch" reizend. Der Grund liegt wahrscheinlich ebenfalls in Wirbelbewegungen, welche Teilchen in die Tiefe reissen. Die Wirbel entstehen aber hier nicht oder nicht allein durch Lösung oder Mischung mit dem Wasser, sondern vielleicht eher durch die plötzliche Änderung der Oberflächenspannung und die rasche Ausbreitung auf der Oberfläche, welche auch Verschiebung nach der Tiefe bedingen wird.

Ich habe noch einen neuen Weg eingeschlagen, um festzustellen, wie es sich mit der Verbreitung riechender Stoffe im Wasser und mit ihrer Riechbarkeit daselbst verhält. Ich brachte stark riechende, dabei im Wasser gar nicht oder ganz wenig lösliche Stoffe ins Wasser, und setzte empfindliche Wassertiere in denselben Behälter. Wasserkäfer, Wasserschnecken und selbst die so empfindlichen Egel werden nicht in bemerkbarer Weise beunruhigt, wenn sich in ihrer Nähe ein grosses Stück Campher oder ein Naphthalinkristall (beide müssen ihres geringen spezifischen Gewichtes wegen beschwert werden) sich befindet; ich sah Egel um den Campher ganz ungeniert herumkriechen. Berührten sie ihn mit den Lippen direkt, so schien sie das zu reizen, denn sie setzten sich nie daran fest, ebenso nicht an Naphthalin. Aber nicht die geringste Fernwirkung war zu bemerken, selbst nicht bei grossen Tropfen Chloroform, welche sich auf dem Boden des Gefässes befinden, und aufs heftigste reizen, sowie sie den Körper eines der genannten Tiere direkt berühren.

Ein ganz besonders günstiges Versuchsobjekt fand ich in dem im allgemeinen sehr ruhigen, dabei chemisch äusserst reizbaren *Amphioxus lanceolatus*, welcher in grosser Zahl mir zu folgenden Versuchen diente.

Zunächst überzeugte ich mich, dass Chloroformwasser (hergestellt durch Schütteln von einem Tropfen Chloroform mit Seewasser, Absetzen lassen, Abgiessen) auf den *Amphioxus* deutlich reizend wirkt. Nun brachte ich eine Anzahl lebhafter Exemplare in eine Glasschale mit ebenem Boden, Seewasser und Sand. Sodann liess ich mit einer Glaspipette einzelne Tropfen Chloroform auf den Boden der Schale fliessen, wo dieselben in Gestalt abgeplatteter Kugeln liegen blieben. Es gelingt nun leicht

mittelst eines Glasstabes oder einer Nadel, einen Tropfen auf dem Boden zu verschieben, oder umgekehrt, vorsichtig einen *Amphioxus* in die Nähe des Tropfens zu schieben, ohne dass diese vorsichtige Bewegung den *Amphioxus* reizte. Man kann auf diese Weise den Chloroformtropfen einem *Amphioxus* auf kleinste Entfernungen, etwa ½ mm, nähern, ohne dass selbst im Verlaufe von Minuten eine Reizwirkung des Chloroforms durch das Wasser hindurch nachweisbar wäre. Der *Amphioxus* bleibt, wenn er im übrigen nicht gestört wird, unbegrenzt lange in der Nachbarschaft des Tropfens liegen. Nähert man aber den Tropfen noch mehr, bis er das Tier berührt, so wird dasselbe sofort heftig erregt und schnellt sich fort. Wird einer der ruhenden *Amphioxus* aufgejagt, und fällt, wenn er sich wieder niedersinken lässt, auf einen solchen Chloroformtropfen, so schnellt er sich rasch wieder in die Höhe; sind die Tropfen am Boden zahlreich, so kommt ein einmal aufgejagtes Tier oft lange nicht mehr zum Liegen.

Ein Parallelversuch war der folgende: In einer flachen Glasschale befand sich eine Schichte Sand, in und auf diesem eine Anzahl *Amphioxus* in flachem, ½ cm tiefem Wasser. Zuvor hatte ich mich an anderen Exemplaren überzeugt, dass Rosmarinöl-Seewasser stark am ganzen Körper reizt. Ich liess nun vorsichtig einige Tropfen Rosmarinöl auf das Wasser fallen, welche nicht wie Chloroform untersinken, sondern das Wasser in zusammenhängender Schicht bedecken. Die einzelnen Lanzettfischchen kommen der Ölschicht oft ganz nahe, wenn sie, halb im Sande vergraben, den Kopf in die Höhe strecken. Gleichwohl reizt das Öl nicht, selbst in Minuten nicht.

Wird aber eines der Tiere irgendwie aufgejagt und bewegt sich lebhaft, so kommt es in Berührung mit dem reizenden Stoffe, schnellt sich heftig umher, verteilt dadurch das Öl immer mehr und nun werden alle Exemplare wild und schnellen sich im Wasser und dem ätherischen Öle umher und gehen rasch zu Grunde. Ohne Störung, in Ruhe, leben die Tiere unter dem Öle lange.

Diese zwei Versuche zeigen, wie gering die Diffusion so flüchtiger Körper wie Rosmarinöl und Chloroform im Wasser ist, trotzdem dass beide Stoffe in geringem Masse löslich sind. Die Luft im Wasser ist nicht in solchem Zustande vorhanden, dass sie die Verdunstung an der freien Luft flüchtiger Körper unterhalten könnte. Man kann einen Tropfen Chloroform in einem offenen Gefässe mit Wasser Wochen lang, ja wahrscheinlich Jahre lang, stehen lassen, ohne dass er verschwindet. Ich habe in Wochen keine Volumverminderung bemerkt; unbedeckt von Wasser verdunstet ein solcher Tropfen in 10 Minuten. Anders ist es schon mit Kreosot, dies löst sich leichter in Wasser, „verdunstet" daher unter Wasser rascher, und teilt diesem seinen Geruch mit. Immerhin braucht ein erbsengrosser Tropfen doch mindestens monatelang zum Verschwinden. Das Verdunsten oder die Verflüchtigung unter Wasser ist nicht eine Auflösung in der im Wasser enthaltenen (absorbierten, gelösten) Luft, also Übergang in Dampfform, sondern es ist Auflösung im Wasser mit nachheriger Abgabe von diesem an die Luft. Wenn daher wässerige Lösungen eines Riechstoffes auf ein Wassertier einwirken, so ist das stets dadurch begründet, dass der Stoff im Wasser selbst sich löst, nicht in der absorbierten Luft. Campher, der sich im Wasser gar nicht löst, geht mit Wasser auch kein Verhältnis ein, in welchem er deutlich reizend auf Wassertiere wirkt. Vanillin und Cumarin aber thun es, denn diese sind (in geringem Masse) löslich, ebenso Naphthalin.

Interessant ist der Vergleich der Graber'schen Versuche (s. o. pg. 57) mit den eben beschriebenen. Gerade Rosmarinöl und Chloroform gehören zu jenen Stoffen, welche scheinbar „durch das Wasser hindurch" wirksam für die Riechorgane sind. Ich habe schon oben erwähnt, wie ich dies Riechen im Wasser erkläre; nirgends aber liess sich so gut wie gerade an *Amphioxus* zeigen, dass das Wasser Gerüche nicht leitet, und dass es auf Wirbelbewegungen der sich nicht mischenden

Flüssigkeiten zurückzuführen ist, wenn gewisse Dämpfe an der Berührungsfläche zwischen Luft und Wasser ein wenig in das letztere eindringen.

Eine im bisher Gesagten mehrfach angedeutete Ansicht ist von Hunter, Et. Geoffroy St. Hilaire und in ähnlicher Weise auch von Treviranus ausgesprochenermassen vertreten worden. Genannte Forscher nahmen an, die im Wasser enthaltene Luft sei der Träger der Gerüche. Diese Anschauung lässt sich indessen mit den heutigen Kenntnissen über das Verhalten der Gase und Dämpfe zum Wasser nicht mehr vereinigen. Namentlich gibt es keinen Anhaltspunkt für die Annahme, dass im Wasser sich gewissermassen die Atmosphäre fortsetze, dass diese das Wasser durchdringe, und nun etwa im stande sei, die Riechstoffe zu verbreiten.

Alle Substanzen, welche von einem im Wasser befindlichen Gegenstande, etwa verwesenden organischen Körpern, ins Wasser übergehen, verbreiten sich in diesem durchaus nach den Gesetzen der Bewegung von Flüssigkeiten, nicht denjenigen der Gase und Dämpfe, auch wenn der betreffende Gegenstand, an die Luft gebracht, gasförmige Emanationen hätte.

Von den Gründen, welche man für die übliche Annahme getrennten Riech- und Schmeckvermögens auch bei den Wassertieren anführen kann, möchte ich nur dem einen, jetzt zu besprechenden, Gewichtigkeit zuerkennen. Man kann fragen: Wenn das Riechen im Wasser nicht möglich ist und Wassertiere von chemischen Sinnesorganen nur die des Geschmackes besitzen sollen, wie kommt es dann, dass die Fische, ein ursprünglicher, stets im Wasser lebender Tierstamm, schon das Organ besitzen, aus welchem sich beim Landwirbeltier das Riechorgan entwickelt? Beweisend für die Annahme getrennten Riech- und Schmeckvermögens bei Wassertieren ist indessen auch diese Überlegung nicht, und ich halte ihr gegenüber meine Behauptung aufrecht: es giebt kein Riechen im Wasser. Wie aber lässt es sich erklären, dass die Fische zweierlei Organe des chemischen Sinnes besitzen? — Höchst einfach ist die Sache freilich nach der Anschauung mancher Zoologen: Der erste Hirnnerv mit seinen Endorganen nimmt die Riechstoffe wahr, der Geschmacksnerv die Schmeckstoffe. Was Riech- und was Schmeckstoffe sind, wie sie sich unterscheiden, und wie die Verbreitungsart beider im Wasser sein sollte, darüber macht man sich keine Sorgen.

Ich glaube aus meinen bisherigen Erwägungen geht zur Genüge hervor, dass die Sache jedenfalls nicht so einfach und selbstverständlich ist. Zwar kann ich nicht beweisen, dass es nicht eine Verbreitungsart von Stoffen im Wasser giebt, welche von derjenigen einfach gelöster Stoffe abweicht. Ich kann aber mit vollem Rechte behaupten, dass es für letztere Annahme auch nicht den geringsten Anhalt giebt, dass vielmehr alle angestellten Experimente entschieden dagegen sprechen.

Die Fischnase[1]) ist zwar zweifellos ein Homologon der Nase der übrigen Wirbeltiere; muss sie ihr darum funktionell gleichwertig sein? Allgemein wird sie mit ihr funktionell identificiert und ohne weiteres ein Riechorgan genannt, während sie doch ganz wesentliche Unterschiede im Bau gegenüber dem Riechorgane der Landtiere zeigt. Der Fischnase fehlt die Kommunikation mit dem Rachen, die funktionelle Verknüpfung mit dem Atemapparat, ihr Sinnesepithel weicht oft weit von dem der Lufttiere ab, nähert sich vielmehr dem Geschmacksepithel. Das sind, meine ich, Gründe genug, welche dagegen sprechen sollten, die Fischnase mit der Sicherheit eines Dogma's als Riechwerkzeug anzuführen.

Dass die Thätigkeit des ersten Hirnnerven und seines Endorganes bei Wassertieren vom Riechen verschieden sein werde, geht meiner Meinung nach auch daraus hervor, dass die Cetaceen bei ihrer sekundären Anpassung an's Wasserleben ihr Riechorgan samt dem Riechnerven ganz oder bis auf

[1]) Nase hier = Endorgan des Olfactorius abkürzend gebraucht.

nutzlose Rudimente verloren haben, einer Thatsache, die auf andere Weise kaum befriedigend zu erklären sein dürfte.

Nicht einmal das ist nachgewiesen, dass der sog. *Nervus olfactorius* der Fische und Wasseramphibien dem chemischen Sinne zur Vermittelung diente, man weiss vielmehr gar nichts positives über seine Funktion. Steiner's Versuche an Haifischen, welche das Riechvermögen derselben nachweisen sollten, halte ich für nicht beweisend: weder beweisen sie Riechvermögen der Haifischnase, noch überhaupt chemische Sinnesthätigkeit derselben. Das einzige, was uns einen Anhalt zum Verständnis der Funktion der Fischnase giebt, ist deren Homologie mit der Nase, bezw. dem Riechorgan der Landwirbeltiere. Hierauf gestützt, wird man wohl sagen dürfen, dass es mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen sei, die beiden Organe hätten wenigstens die chemische Sinnesthätigkeit gemeinsam. Aus der anatomischen Verschiedenheit der beiden Sinnesorgane ist andererseits zu schliessen, dass höchst wahrscheinlich die Funktion in beiden Fällen nicht genau dieselbe sei. Die Schwierigkeit ist nun die, festzustellen, wie das sog. Riechorgan und das Geschmacksorgan der Fische sich in die Funktionen des chemischen Sinnes teilen, wenn bestritten wird, dass das erstere wirklich „riecht.“ Für mich ist die Annahme ausgeschlossen, dass der erste Hirnnerv der Fische die an der Luft riechbaren, flüchtigen Stoffe wahrnehme. Dass er der Wahrnehmung ganz der gleichen Stoffe, welche den gewöhnlichen Reiz des Schmeckorganes bilden, zu dienen habe, ist sehr unwahrscheinlich; wozu dann zwei anatomisch getrennte und ungleiche Organe? Ich vermute daher, dass im sog. Riechorgan der Fische und Wasseramphibien irgend eine noch unbekannte Teilfunktion des chemischen Sinnes ihr Vermittelungsorgan habe, eine Funktion, die jedenfalls nicht Riechen genannt werden kann, die aber auch von der gewöhnlichen Thätigkeit des Schmeckens irgendwie abweichen muss, zwar nicht durch den spezifischen Charakter der Empfindung, aber durch die Bedingungen, unter welchen das Organ in Thätigkeit tritt.

Dass der chemische Sinn in einer solchen uns bis jetzt unbegreiflichen Weise funktionieren könne, wird dadurch um vieles plausibler, dass man bedenkt, wie auch für die Seitenorgane der Fische und Amphibien die Annahme einer unbekannten Teilfunktion des mechanischen Sinnes ganz unumgänglich ist. Die Seitenorgane zeigen, dass im Wasser die Funktionsbedingungen der Sinne von den in der Luft obwaltenden Verhältnissen weit genug abweichen, um besondere Sinnesorgane auftreten zu lassen, die den Landtieren fehlen. Die vom Fischolfactorius versehene Funktion ist gleich derjenigen des Systems der Seitenorgane offenbar so ganz an den Aufenthalt im Wasser gebunden, dass das Endorgan und der Nerv selbst die Funktion wechseln mussten, als aus den Fischen und Wasseramphibien Landtiere wurden. Dem entsprechend sehen wir schon bei den niedersten Landwirbeltieren die Verbindung zwischen Nasen- und Mundhöhle auftreten und damit die geeigneten Bedingungen für ein Riechorgan sich herstellen. Hätte das Riechorgan der Landtiere einfach dieselben morphologischen Eigenschaften beibehalten, wie sie das homologe Organ der Fische besass, so wäre mittelst dieser tiefen engen Grube die Funktion des Riechens jedenfalls nur in unvollkommener Weise erfüllt worden.

Einen wichtigen Anhaltspunkt für die Annahme, dass die Funktion der Fischnasen dem Schmecken näher steht als dem Riechen, sehe ich in der Entdeckung von J. Blaue (27, 28), welcher in der „Riechschleimhaut“ vieler Fische und Amphibien wohlentwickelte Epithelknospen fand, die den Geschmacksknospen aller Wirbeltiere sehr ähnlich sind. Genannter Autor zieht aus seiner interessanten Entdeckung allerdings nicht den Schluss, dass damit ein Fingerzeig für die Erklärung der Thätigkeit des *Olfactorius* gewonnen sein könne. Blaue findet daher auch keine Schwierigkeit darin, wenn er sagt (27, pg. 298): „Wir haben anzunehmen, dass die Geruchsknospen und das Riechepithel der im

Wasser lebenden Wirbeltiere als wahre Geruchsorgane durch die im Wasser verbreiteten Riechstoffe, dass aber die dem *Nervus glossopharyngeus* angehörenden Endknospen der Mundhöhle durch die im Wasser gelösten Schmeckstoffe ihren adäquaten Reiz empfangen."

Blaue, welcher sich übrigens ausschliesslich auf morphologische Untersuchungen stützt, zweifelt also nicht an der Trennung der chemischen Reize in Riech- und Schmeckstoffe, ohne freilich angeben zu können, worin der Unterschied zwischen beiden besteht. Aus den zitierten Worten geht hervor, dass Blaue die Schmeckstoffe sich in Wasser gelöst denkt, für die Riechstoffe eine andere Art von Verbreitung im Wasser annimmt. Dem gegenüber kann ich nur das Gesagte wiederholen: für die Annahme einer Verbreitung von Riechstoffen im Wasser, ohne dass dieselben im Wasser gelöst wären, fehlt jeglicher Boden, und die herkömmliche Behauptung, dass die Fische riechen könnten, steht rein in der Luft.

Ich bin weit davon entfernt, die Entdeckung von Epithelknospen in der Fischnase für beweisend dafür zu halten, das *Olfactorius* und *Glossopharyngeus* beide als gleichwertige Geschmacksnerven zu betrachten wären, vielmehr nehme ja auch ich an, dass beide unter verschiedenen Bedingungen in Thätigkeit treten. Dagegen vermute ich, dass die Zusammenordnung des Sinnesepithels zu Knospen in irgend einer uns nicht bekannten Weise die Perzeption flüssiger chemischer Reizstoffe begünstigt, und dass somit sowohl die Endapparate des *Olfactorius* wie die des *Glossopharyngeus* wirklich diese Funktion haben und sich in dieselbe in unbekannter Weise teilen.

Ich komme auf die Frage des chemischen Sinnes der Fische und Amphibien im speziellen Teile zurück, und fasse meine Folgerungen bezüglich des hier Erörterten folgendermassen zusammen:

Wir können mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Endknospen des *Glossopharyngeus* im Munde der Fische und Amphibien dem chemischen Sinne, und zwar dem Geschmacke dienen, also beim Fressen in Thätigheit treten. Wir können mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das vom *Nervus „olfactorius"* versorgte Sinnesorgan der Fische und Wasseramphibien ebenfalls dem chemischen Sinne dient; dasselbe ist sicherlich kein Riechorgan im Sinne desjenigen der Landtiere. Bei welchen Gelegenheiten es chemisch erregt wird, ist ganz unbekannt; die Art, wie es erregt wird, ist höchst wahrscheinlich der Erregungsart der Geschmacksknospen im Munde gleich, d. h. die Erregung erfolgt durch im Wasser gelöste Stoffe.

Die praktische Konsequenz, welche ich aus der Unmöglichkeit, zwischen Riechen und Schmecken der Wassertiere zu unterscheiden, ziehe, ist die, dass ich die verschiedenen Organe des chemischen Sinnes bei Wassertieren trenne nicht in Riech- und Schmeckorgane, sondern in äussere und innere Schmeckorgane. Die inneren Schmeckorgane liegen im Munde, alle übrigen sind „äussere". Die letzteren fallen somit häufig, aber nicht ausschliesslich, mit jenen zusammen, welche von anderen Autoren als Riechorgane bezeichnet werden. Manche von den äusseren Schmeckorganen, welche wir unten im speziellen Teile finden werden, sind auch von anderen Autoren (auch abgesehen von Jourdan, der bei Wassertieren, wie ich, überhaupt nur von Schmeckorganen spricht) als Schmeckorgane anerkannt.

IV. Die Bedeutung des chemischen Sinnes für die Wassertiere im Vergleich zu den Lufttieren.

Als ein allgemeines Ergebnis meiner Untersuchungen über den chemischen Sinn der Wassertiere kann ich es hinstellen, dass derselbe bei den Wassertieren im allgemeinen eine geringere Bedeutung hat, als bei Lufttieren, und dass seine Bedeutung bei jenen vielfach überschätzt wird.

Wie bei den Lufttieren ist der chemische Sinn auch bei den einzelnen Wassertieren in sehr ungleichem Masse in Anspruch genommen. Bei einigen Wassertieren ist er so gering entwickelt, dass er fast ganz zu fehlen scheint, bei anderen ist er wohl entwickelt. Doch kommt derartig feine chemische Witterungs- und Unterscheidungsfähigkeit, wie wir sie bei einzelnen Lufttieren beobachten, bei keinem Wassertiere vor.

Ich will im folgenden zunächst einmal den Fall eines Wassertieres betrachten, bei welchem der chemische Sinn gut ausgebildet ist. Als wichtigsten Punkt untersuchen wir zunächst die Art, wie ein solches Tier den chemischen Sinn bei der Nahrungssuche verwertet. Für die Besprechungen der einzelnen Tiere und ihres sinnesphysiologischen Verhaltens im speziellen Teil scheint es mir zweckmässig, bei der Thätigkeit des chemischen Sinnes (im Wasser, ganz ähnlich aber auch in der Luft) drei Phasen seiner Wirksamkeit zu unterscheiden.

1) Die erste Phase der Thätigkeit des chemischen Sinnes ist damit eingeleitet, dass von der Nahrung, welche das Tier bevorzugt, ein Extraktivstoff ausgeht, durch Diffusion, namentlich aber durch Wasserströmungen weiter verbreitet wird, und dabei chemische Sinnesorgane des Tieres, inbesondere seine äusseren Schmeckorgane trifft.

Dadurch wird das Tier davon benachrichtigt, dass sich in unbekannter Entfernung ein Nahrungsstoff befindet. Mit dieser Erkenntnis verbindet sich, wenn das Tier hungrig ist, sofort der Trieb, jene Nahrung sich anzueignen, das Tier sucht die Nahrung.

Es sucht dieselbe aber nicht mittelst des chemischen Sinnes, dies geschieht nur in besonderen, unten zu erwähnenden Fällen. Vielmehr bedient sich das Tier, durch den Geschmacksreiz erregt, seines Gesichtssinnes und seines mechanischen Sinnes (Tastsinnes). Es giebt besondere Fälle, wo diese Sinne versagen, so der Gesichtssinn bei Nacht oder überhaupt im Dunkeln. In andern Fällen sind die Organe jener Sinne wenig entwickelt, so die Organe des mechanischen Sinnes an der Schnauze der Plagiostomen im Gegensatze zum empfindlichen Munde der Teleostier. Treffen die Umstände so zusammen, dass sowohl Gesichtssinn als Tastsinn geringe Thätigkeit entfalten können, so ist das Tier beim Suchen völlig auf den Zufall angewiesen. Dies gilt z. B. für die Katzen- und Hundshaie, wenigstens wie wir sie aus den Aquarien kennen. Aktiv zu tasten vermögen die Haie wie die meisten Fische nicht, nach allgemeiner Annahme sind sie am Tage fast blind, und so sind sie darauf angewiesen, nachdem sie einmal die Nahrung gewittert haben, so lange umherzuschwimmen, bis der chemische Sinn in seiner zweiten Phase in Thätigkeit tritt.

2) Die zweite Phase. Das Tier ist durch das Gesicht, den Tastsinn oder den Zufall in die Nähe der Nahrung gelangt und fühlt nun plötzlich, dass von dem Gegenstande, welchen es unmittelbar vor sich sieht oder welchen es berührt oder betastet, jener Geschmackseindruck ausgeht,

welcher vorher seine Aufmerksamkeit erregte und es zum Suchen veranlasste. Der Geschmackseindruck nimmt plötzlich an Stärke zu oder kehrt plötzlich verstärkt wieder, wenn er seither verschwunden war und dies veranlasst das Tier, den vor ihm liegenden Gegenstand zu ergreifen, beziehungsweise, wo Greifwerkzeuge nicht vorhanden sind, mit dem Munde nach dem Gegenstande zu schnappen.

3) Dritte Phase. Der ergriffene Gegenstand gelangt in den Mund, und giebt hier eine grössere Menge seiner Extractivstoffe durch den Druck der Kiefer, der Zunge und Zähne ab; hieran erkennt das Tier, dass es wirklich die Nahrung gefunden hat, welche zuerst die Aufmerksamkeit erregte, und es erkennt etwaige Täuschung während der zweiten Phase (wenn es einen falschen Gegenstand für die Nahrung gehalten hätte, und dieser sich nun als geschmacklos oder unangenehm schmeckend erweist). Ist die Prüfung durch den Geschmack befriedigend ausgefallen, so wird jetzt der Bissen verschlungen.

Was die Wirkungsweise des chemischen Sinnes bei Landtieren von der eben beschriebenen wesentlich unterscheidet, das ist das Suchen mittelst des Geruches. Das vom Riechreiz erregte, aufmerksam gemachte Tier nimmt die Richtung wahr, aus welcher der Geruch herkommt, und folgt dieser Richtung; dabei verstärkt sich der Geruch um so mehr, je näher das Tier dem riechenden Stoffe kommt. Die zweite Phase stimmt mit der bei Wassertieren beschriebenen überein, sie ist auch noch an den Geruch geknüpft. Die dritte Phase ist wesentlich an den Geschmackssinn gebunden, doch spielt auch der Geruchssinn, wie ich glaube, in der letzten Phase bei manchen Tieren eine nicht geringe Rolle, so bei den Raupen. Es tritt hier an Stelle des Schmeckens ein Riechen aus nächster Nähe (Riechtasten). In vielen Fällen folgt darauf noch das wirkliche Schmecken.

Der Grund dieser Verschiedenheit zwischen Wasser- und Landtieren liegt in dem verschiedenen Widerstande, welchen die beiden Aufenthaltsmedien, Wasser und Luft, der Verbreitung der schmeckbaren bezw. riechbaren Extraktivstoffe der Nahrung entgegensetzen.

Wir sahen oben, dass kein Grund vorhanden ist, anzunehmen, es gebe Stoffe, welche sich vermittelst der im Wasser enthaltenen Luft verflüchtigen und verbreiten. Vielmehr folgt die Ausbreitung von Flüssigkeiten wie von Gasen und Dämpfen im Wasser den für flüssige Körper geltenden Gesetzen; denn die Gase und Dämpfe können eben im Wasser, abgesehen von grob mechanisch zurückgehaltenen Partikeln, nur in Lösung existieren und verlieren damit die Fähigkeit, den für die Bewegung der Gase und Dämpfe geltenden Gesetzen noch weiter zu folgen.

An gefärbten im Wasser löslichen Substanzen ist es gut möglich, die Diffusion zu beobachten. Bringt man einen Kristall eines Stoffes von grosser Färbekraft (Pikrinsäure, Kaliumbichromat, Bismarckbraun) in ein Glas mit Wasser und lässt dieses an kühlem Orte ruhig stehen, so wird man sehen, wie ausserordentlich langsam die Diffusion der bereits gelösten Substanz erfolgt. Die Ausbreitung der gefärbten Schichte geschieht fast ausschliesslich in horizontaler Richtung, so dass sie den Boden des Gefässes bedeckt. Die Ausbreitung in senkrechter Richtung tritt nur ein, wenn Temperaturdifferenzen oder andere Ursachen Strömungen in der Flüssigkeit erzeugen.

Als Index für die Verbreitung sich lösender Substanzen kann man bei solchen Versuchen auch empfindliche Tiere verwenden, welche die Neigung haben, sich ruhig zu verhalten (z. B. *Amphioxus*, *Asellus cavaticus*, *Niphargus*). Legt man in die Nähe eines solchen Tieres, etwa 1 cm entfernt, einen Kristall einer langsam sich lösenden Substanz (Pikrinsäure, Chlorbaryum), so dauert

es ganz beträchtliche Zeit, bis das Tier gereizt und dadurch aufgestört wird. Wird Strömung im Wasser erzeugt, so geschieht dies weit rascher. Man vergleiche mit dieser Thatsache, wie rasch der Duft einer geöffneten Äther- oder Benzinflasche ein ganzes Zimmer durchdringt, und wie ein Stückchen Naphthalin, ein Tröpfchen Nelkenöl, in die Nähe (1 cm) eines Insekts oder einer Schnecke gebracht, diese momentan reizen. Man beachte andererseits den Unterschied auch in der räumlichen Ausbreitung eines im Zimmer hingelegten Riechstoffes (etwa Jodoform) und der gelösten Substanz, welche von einem an der Wasseroberfläche irgendwie befestigten Kristalle eines farbigen Stoffes ausgeht. Im ersteren Falle riecht in kürzester Frist jede Stelle der Zimmerluft nach Jodoform, von dem Kristalle dagegen sieht man geradlinige dünne Fäden gefärbten Wassers senkrecht nach unten ziehen, um erst am Boden des Gefässes angelangt, auch horizontale Verbreitung zu gewinnen.

In Rücksicht auf diese grossen Differenzen in der Ausbreitung der flüssigen und der gasförmigen Substanzen kann es nicht mehr unverständlich erscheinen, wenn man konstatiert, dass der chemische Sinn der Wassertiere weniger wichtig ist als derjenige der Lufttiere. Erstere vermögen sich über die Herkunft eines chemischen Sinneseindruckes viel weniger leicht zu orientieren. Man sieht auch niemals, dass ein Wassertier, welches sich vorzugsweise vom chemischen Sinne leiten lässt (Haifische), sich direkt nach der Stelle hinwendet, von wo der betreffende Geschmackseindruck ausgegangen ist. Die Leichtbeweglichkeit der Gasteilchen bedingt es, dass um einen an der (ruhigen) Luft liegenden riechenden Stoff sich nahezu concentrische Schichten von immer weniger stark riechender Luft bilden, da die Ausbreitung radienförmig nach allen Seiten erfolgt (wenn auch natürlich nicht allseitig im gleichen Masse.) Die Schwerbeweglichkeit der Wasserteilchen lässt eine solche radiäre, concentrisch geschichtete Ausbreitung nicht aufkommen, sondern, wie wir sahen, erfolgt hier die Diffusion fast ausschliesslich in einer Richtung, oder in einer Ebene, wenn das Wasser ruhig ist. Ist das Wasser jedoch leicht bewegt, so tritt eine Erscheinung ein, welche sich ebenfalls wieder am besten an gefärbten Lösungen beobachten lässt. Es dauert geraume Zeit, ehe die Mischung eine gleichförmige ist; vorher sieht man Schichten reinen Wassers eigentümlich abwechseln mit gefärbten Schichten, die streifen- oder bandförmig sich hinziehen und durcheinanderschlingen, dabei oft ganz scharfe Abgrenzung gegen das noch farblose Wasser zeigen.

Was sich so im Kleinen zeigen lässt, wird natürlich nicht weniger zutreffen für die Ausbreitung schmeckbarer Stoffe in den Gewässern, welche Tieren zum Aufenthalt dienen. Ist das Wasser ganz ruhig und strömungslos, so wird ein von einem Nahrungsstoffe ausgehender Schmeckstoff nur äusserst langsam und spät das Tier treffen. Ist Strömung vorhanden, so kann dies sehr rasch geschehen, das Tier wird dann den Geschmackseindruck früh bemerken, wird aber nicht imstande sein, mittelst desselben direkt die Nahrung zu suchen, da die Diffusion des Geschmacksstoffes ungleichmässiger erfolgt, als die eines Riechstoffes an der Luft. Und so sehen wir denn die meisten Wassertiere mittelst anderer Sinne, meistens des Gesichtssinnes, suchen, andere es dem Zufall überlassen, ob sie bei ihrem Umhersuchen auf den Gegenstand treffen, welcher durch den von ihm ausgehenden Geschmack von weither die Aufmerksamkeit des Tieres erregte. Ein Beispiel für erstere Art des Suchens ist z. B. der Wasserkäfer (etwa *Dytiscus*), welcher mittelst Gesichts- und Tastsinnes sucht, ein Beispiel der zweiten Art die Katzenhaie, wenigstens diejenigen, die wir im Aquarium beobachten. Ich beschreibe deren Verhalten unten näher, und will hier nur erwähnen, dass diese Haie im Aquarium, den Geschmack vorgeworfener Speise witternd, so lange umherschwimmen, bis der Zufall sie dicht an dieselbe hinführt. Dann tritt die zweite Phase des Schmeckens ein, und der Hai schnappt nach der Beute. Es ist möglich und mir sehr wahrscheinlich, dass in der dunklen Meerestiefe an Stelle dieses dem Zufall

unterworfenen Suchens das Suchen mittelst des Gesichtssinnes tritt, welcher in der ungewohnten Helligkeit des Aquariumsbehälters wenig zu funktionieren vermag.

Die Hauptbedeutung des chemischen Sinnes für die Wassertiere liegt, wie ich glaube, in der zweiten Phase seiner Thätigkeit, auf welche noch ein wenig einzugehen ist. Die dritte Phase bietet keine Besonderheiten den Lufttieren gegenüber, denn sowie die Nahrung einmal im Munde sich befindet, sind die Verhältnisse bei Wassertieren die gleichen wie bei Lufttieren. Der Hauptunterschied liegt in der zweiten Phase, indem die Wassertiere die Eigenschaften des vor ihnen liegenden Stoffes schon schmecken können, ehe sie ihn ergreifen oder anbeissen. Lufttiere können dies in ähnlicher Weise auch mittelst des Geruchssinnes (speziell mittelst des Riechtastens [216 pg. 26 und 33] oder des *odorat au contact* [Forel]) erreichen. Der Unterschied ist aber der, dass die Riechorgane (meistens) nicht die gleichen Eigenschaften zu erkennen gestatten, wie die Schmeckorgane, und dass daher das Tier am Geruche der Speise eine angenehme oder unangenehme Eigenschaft derselben noch nicht zu erkennen vermag, welche ihm erst der Geschmack verrät. Das Wassertier schmeckt aber schon „auf Distanz". Während im allgemeinen ein Lufttier nicht früher erkennt, ob einer Speise Bitterstoffe und dergl. zugesetzt sind, als bis es die Speise kostet, d. h. in den Mund nimmt, bemerkt das Wassertier die fremdartige Zumischung schon früher. Besondere Verhältnisse sind gegeben, wenn, wie bei vielen wirbellosen Lufttieren, äussere Schmeckorgane in der Umgebung des Mundes existieren. Diese gestatten die Wahrnehmung der auf den Geschmack bezüglichen Eigenschaften der Stoffe wenigstens ehe dieselben in den Mund kommen bei blosser Berührung. Dieselben Organe sind, wie ich glaube, häufig zugleich zum Riechtasten befähigt, also Wechselsinnesorgane des Geruches und Geschmackes.

Es muss hervorgehoben werden, dass die typische Ausbildung der Schmeckthätigkeit in allen ihren drei Phasen durchaus nicht bei allen Wassertieren zu finden ist. Bei Tieren, die, wie viele Würmer, keiner bestimmten Nahrung nachgehen, sondern geradezu Schlamm und Sand verschlucken, kommen die ersten zwei Phasen der Thätigkeit gar nicht in Betracht. Nur die dritte könnte eine Rolle spielen, indem sie dem Tiere zu erkennen gestattet, wenn unter den im Munde befindlichen Stoffen übelschmeckende oder reizende sich befänden. Ob das wirklich vorkommt, ist unbekannt. Bei nicht wenigen Tieren fehlt die erste Phase, d. h. die Anregung zum Suchen oder Verfolgen der Nahrung erfolgt nicht durch den chemischen Sinn. Dies gilt u. A. für die Wasserkäfer, Amphibien, und wohl die meisten Knochenfische. Alle diese Tiere sehen ihre Beute und werden dadurch zur Verfolgung veranlasst.

Ich kann nicht daran denken, in gleichem Masse ausführlich auf die übrigen Funktionen des chemischen Sinnes einzugehen, welche derselbe neben der bisher allein berücksichtigten Nahrungswahl besorgt. Da das bisher Gesagte fast vollständig auf die anderen Funktionen übertragen werden kann, will ich mich hier kurz fassen.

Eine nicht zu unterschätzende Bedeutung hat der chemische Sinn in vielen Fällen für das sexuelle Leben der Tiere, ganz besonders für das Aufsuchen des Weibchens durch das Männchen. Diese Funktion fehlt zuweilen ganz, so bei Zwittern und, was hiermit häufig zusammenfällt, bei festsitzenden Tieren, in andern Fällen ist sie sehr stark entwickelt; dies letztere dürfte vielleicht von vielen Crustaceen gesagt werden. Am geeigneten Orte komme ich auf diesen Gegenstand zurück. Auch auf einige weitere Thätigkeiten des chemischen Sinnes, welche wir kennen oder vermuten, komme ich später zu sprechen, und wende mich nach diesen Erörterungen allgemeiner Natur jetzt zum speziellen Teile meiner Untersuchungen.

Spezieller Teil.

Insekten.

Von den Insekten wähle ich als ein ausführlich zu behandelndes Beispiel die Wasserkäfer, und zwar speziell die *Dytisciden*, an denen ich am meisten histiologische und experimentelle Untersuchungen angestellt habe. Vieles von dem hier Gesagten ist ohne weiteres auch auf andere Käfer und überhaupt andere Insekten zu übertragen, bei welchen ich mich dann entsprechend kürzer fassen kann.

Wasserkäfer.

Dytiscus marginalis und Verwandte.

Mehr als andere Wasserinsekten ist gerade dieser Käfer zu unseren Versuchen und Beobachtungen geeignet. *Dytiscus* ist ein lebhaftes, leicht erregbares Tier ohne die manchen anderen Formen eigene stete Unruhe. Er hält sich sehr gut in der Gefangenschaft und ist leicht zum Fressen zu bewegen.

Meine experimentellen Untersuchungen sind ausschliesslich an einer grossen Zahl von *Dytiscus marginalis*, ♂ und ♀, gemacht, zum Studium der anatomischen Verhältnisse verwendete ich ausserdem *Acilius sulcatus*, und zum Vergleiche zog ich noch die kleineren Formen *Ilybius*, *Hyphydrus* und *Colymbetes* heran. *Acilius* eignet sich wegen seines an den meisten in Betracht kommenden Stellen glashellen, fast farblosen Chitins besonders gut zur mikroskopischen Untersuchung der unzerschnittenen Fühler und Taster, ein Vorzug, der um so höher anzuschlagen ist, weil die hochgradige Sprödigkeit des Chitins die Anfertigung von Schnitten sehr erschwert.

Versuche und Beobachtungen am unverletzten Käfer.

Die Dytisciden sind ausschliesslich auf animalische Nahrung angewiesen und sind ebenso gewandte wie gefrässige Räuber. Dabei sind sie, wenn sie nicht allzusehr ausgehungert sind, ziemlich wählerisch, sie verlangen entschieden einen Geschmack ihrer Nahrung; geschmacklose Stoffe, wie im Wasser ausgelaugtes Fleisch oder Brot verschmähen sie hartnäckig, obgleich der Nährwert desselben für sie kaum geringer sein dürfte, als wenn das Fleisch noch die den Geschmack erzeugenden Extraktivstoffe enthielte. Sie haben aber auch ihre Antipathien gegen bestimmte Geschmacksarten, welche sich keineswegs mit den ihnen schädlichen Substanzen decken. Der Instinkt für Unterscheidung nachteiliger und unschädlicher Stoffe fehlt offenbar hier, wie so oft im Tierreiche, und auch selbst beim Menschen. Einer Gesellschaft von 8 *Dytiscus marginalis* hatte ich einige kleine Stücke „fromage de Brie“ gegeben, weche sie mit grossem Appetit verzehrten. Am anderen Morgen fand ich 6 tot, die 2 überlebenden zeigten noch wochenlang entschiedenes Unwohlsein und ungewöhnliches Verhalten

Ein anderesmal hatte ein *Dytiscus* eine kleine Menge einer anderen Käsesorte gefressen; bald darauf geriet er in eine Art Raserei, fuhr unter rascher Rotation um die Körperlängsaxe im Wasser umher, erholte sich indessen wieder vollständig.

Welches ist nun das Verhalten eines Wasserkäfers gegen seine gewöhnliche Nahrung?

Setzt man einen *Dytiscus* mit einem anderen, nicht zu grossen Wassertiere zusammen in ein Gefäss mit Wasser, so kann man häufig die Tiere stundenlang im selben Raume beisammen sehen, ohne dass ein Angriff erfolgt. Namentlich ist dies der Fall, wenn der Käfer nicht durch Erschütterung beim Einsetzen seines Wohnungsgenossen gestört und in Erregungszustand gesetzt wurde, und wenn das eingesetzte Tier sich meist ruhig verhält, wie dies z. B. eine Bombinator-Larve thut. Eine solche kann dicht vor dem Kopfe des Käfers umherschwimmen oder kann ihm mit der Pincette dicht vorgehalten werden, ohne dass er sich regt. Wird sie ihm jedoch bis zur Berührung der Taster genähert, oder schwimmt der Käfer selbst umher und berührt dabei zufällig das Tier mit seinen vorstehenden Tastern, so wird er sicher sofort darauf aufmerksam. Er sucht es jetzt in seine Gewalt zu bekommen, was ihm gerade bei dem genannten Tiere (Bombinator-Larve) recht schwer zu werden pflegt. Ist er nun einmal auf der Jagd, wobei er seine Erregung durch lebhafte Bewegung der Fühler und Taster verrät, so genügt eine Bewegung des verfolgten Tieres, um ihn aufmerksam zu machen. Sitzt jenes aber ruhig da, so kann der gierige Räuber wenige Millimeter neben demselben vorbeistreichen, ohne die Gegenwart der gesuchten Beute zu erkennen.

Ganz ebenso ist es, wenn man ihm ein Stück rohes Fleisch oder Regenwurm ins Wasser geworfen hat und dieses auf dem Boden des Gefässes liegt; besonders leicht bleibt ihm Nahrung der letztgenannten Art verborgen, wenn sie schon längere Zeit im Wasser gelegen hat. Sie hat dann ihre Extraktivstoffe grösstenteils schon ans Wasser abgegeben und ist nicht mehr, wie ein frisches Fleischstück, mit einer Zone extrakthaltigen Wassers umgeben, welches die Aufmerksamkeit des Käfers zu erregen imstande ist. Diese Eigenschaft ausgewässerten Fleisches teilen auch die meisten lebenden Tiere, die dem Käfer zur Nahrung dienen können. Diese, z. B. auch die Unkenlarve, geben ans Wasser, wie es scheint, wenig schmeckbare Bestandteile ab. Denn unschwer lässt es sich zeigen, dass eine Unkenlarve, welche verwundet ist, so dass Blut und Lymphe dem Wasser in ihrer nächsten Nähe sich beimischt, viel leichter und rascher die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf sich zieht, als eine unverletzte. Auch wird in deutlicher Weise die Gier des Käfers, äusserlich sichtlich am Vibrieren der Taster, durch das diffundierende Blut gesteigert.

Doch das sind abnorme, aussergewöhnliche Zustände. In der Freiheit hat es der Käfer doch wohl ausschliesslich mit unverletzten Tieren zu thun, die, wie wir sahen, seinen Geschmackssinn wenig zu erregen scheinen. Seine Sinne gestatten ihm schon in der Entfernung von wenigen Millimetern nicht mehr, die Gegenwart einer ruhenden Beute zu bemerken, vielmehr muss er diese selbst berühren, um sie als etwas Geniessbares zu erkennen. Aber selbst Stoffe, welche dem Wasser einen reichlichen Extrakt beimischen, wie Stücke frischen (oder auch faulen) rohen Rindfleisches bemerkt der *Dytiscus* nur auf relativ kleine Entfernungen (nicht über 1 cm im Maximum). Dies ist, wie ich im allgemeinen Teile hervorgehoben habe, nicht etwa mit Stumpfheit des Geschmackssinnes des Käfers zu erklären, sondern ist eine ganz allgemein zu beobachtende Erscheinung bei Wassertieren, bedingt durch die grösseren Widerstände, welche das Wasser der Ausbreitung der Reizstoffe im Vergleich zur Luft entgegensetzt. Gerade das Verhalten der Wasserkäfer ist mir mit eine der Hauptstützen dieser Anschauung.

Dass die *Dytisciden*, wenn sie einen Angriff auf ein vorgehaltenes Objekt machen, hiezu nicht

durch dessen chemische Eigenschaften allein oder vorzugsweise bestimmt werden, lässt sich noch auf andere Weise zeigen: berührt man die Tasterspitzen eines an der Wasserfläche ruhig hängenden Wasserkäfers mit einem Glasstabe oder einer Nadel, so wirkt die Berührung bei einem einigermassen hungrigen Tiere gerade so, wie wenn man ihm Fleisch geboten hätte. Wie wir weiter unten sehen werden, wirken in derselben Weise auch Lösungen, welche den Geschmackssinn in bestimmter Art erregen.

Sowie die Nadel oder der Stab die Taster berührt, greift der Käfer nach dem vorgehaltenen Gegenstande, Taster und Fühler werden lebhaft bewegt, die Unterkiefer geöffnet, so dass die an ihnen und der gleichzeitig hervortretenden Gaumenplatte (s. u.) befindlichen Schmeckorgane blossgelegt werden. Sind die Greif- und Tastbewegungen als erfolglos erkannt, (indem der vorgehaltene Gegenstand zum Anbeissen ungeeignet sich erweist, und keine Geschmackserregung hinzukommt), so tritt Beruhigung ein, oder der Käfer taucht in die Tiefe, die tastenden Bewegungen fortsetzend.

Interessant ist das Verhalten, das man beobachtet, wenn man den Käfer nicht wie bisher mit einem glatten Gegenstande (Glasstab) reizt, sondern einem solchen, der annähernd die Konsistenz seiner Nahrung hat, aber geschmackslos ist. Ich verwandte dazu angefeuchtete Bällchen reinen Filtrierpapiers, die sich bei anderen Versuchen auch leicht mit allerlei Lösungen durchtränken liessen. Für den jetzigen Zweck wurden sie nur sorgfältig in Wasser ausgelaugt.

Der Käfer beisst sofort in die weiche Masse ein, wühlt darin mit seinen Unterkiefern, betastet sie mit allen Tastern; kurz, benimmt sich im ersten Augenblicke, wie einem Stück Fleisch gegenüber. Das dauert aber nur wenige Sekunden, dann wird das Stück vom Munde entfernt, zwischen den gestreckten Vorderbeinen umgedreht, dabei noch mit den längeren Tastern betastet, und jetzt fallen gelassen.

Dass die Käfer sich einem solchen geschmacklosen Papierbällchen gegenüber bis zum Moment des Einschlagens der Kiefer genau so verhalten, wie bei Darreichung eines frischen Fleischstückes, zeigt, dass sie zum Anbeissen des letzteren wenigstens nicht allein durch Geschmacksempfindungen veranlasst werden; es müsste sonst im ersteren Falle die Reaktion zum mindesten weniger energisch ausfallen.

Noch deutlicher wird der Beweis, wenn man das Filtrierpapier mit einem dem Tiere unangenehmen Stoffe imprägniert, etwa mit verdünnter Essigsäure ($\frac{1}{25}$), Chloralhydrat oder Chininbisulfat ($\frac{1}{80}$), Strychninnitrat ($\frac{1}{150}$). Das damit getränkte Papier kann dem Tiere ebenfalls an Stelle einer Nährsubstanz untergeschoben werden, es wird ebenso ergriffen und angebissen, aber noch viel rascher wieder losgelassen, als reines geschmackloses Papier. Es wird wie mit Abscheu mittelst der Vorderbeine fortgestossen, die Mundteile bewegen sich lebhaft zum Zwecke der Reinigung von dem unangenehmen Stoffe. Wollte man annehmen, der von Fleischstücken ausgehende Geschmack reize zum Anbeissen, so müsste man folgerichtig erwarten, dass der Käfer das bittere oder saure Papier auch auf Distanz als etwas unangenehmes erkennt, denn die erwähnten Concentrationen sind noch so stark, dass sie, auch wenn die Verteilung der ausströmenden Lösung im Wasser stark verdünnend wirkt, immer noch an den Tieren deutliche Äusserungen von Unlust hervorrufen müssten. Da dies nicht geschieht, darf man wohl sagen, dass bei den Wasserkäfern (wie bei den meisten Wasserinsekten) der Geschmack erst eine Rolle spielt, wenn das Tier schon, durch eine Tastempfindung zum Anbeissen veranlasst, den Bissen an bezw. in den Mund bringt.

Ein „Schmecken in die Ferne“, das andere „Riechen“ nennen werden, kommt also bei der Art, wie die Wasserkäfer ihre Nahrung suchen, für gewöhnlich nicht in Betracht.

Auf der anderen Seite kann nun, wie ich schon oben erwähnte, auch isolierte Reizung des Geschmackssinnes bei *Dytiscus* erzielt werden, ohne mechanische Reizung des Tastsinnes. Die hiebei künstlich hergestellten Versuchsbedingungen treten jedoch in Wirklichkeit, beim freilebenden Tiere, zweifellos nur höchst selten in Wirksamkeit.

Die angewandten Lösungen wirkten teils angenehm, teils unangenehm erregend auf die Käfer ein. Sie wurden aus fein zugespitzten Glaspipetten dem Wasser in der Umgebung der Mundteile zugeführt, die enge Öffnung verlangsamte den Strom so sehr, dass mechanische Erregung der Tastorgane durch den Flüssigkeitsstrom ausgeschlossen war. Ausserdem wurden stets Kontrolversuche mit reinem Wasser eingeschaltet.

Die Reaktionen auf diejenigen Stoffe, welche dem Käfer unangenehme Empfindungen machen (Chinin, Chloralhydrat, saure Stoffe), sind im allgemeinen unsicherer, als die auf angenehm schmeckende Substanzen. Bei starkem Reiz entflieht das ganze Tier, bei schwachem werden nur die Taster weggebogen, wenn die Reizflüssigkeit sie berührt hat. Führt man auf dieselbe Weise eine dem Tiere angenehme Lösung zu, so treten Greif- und Tastbewegungen auf; kam die Flüssigkeit von oben, so hebt sich oft der Käfer mit einem Sprunge über die Wasserfläche etwas empor, er springt der Pipette geradezu entgegen. Dabei gerät er in die wildeste Aufregung.

In diesem Sinne wirken von süssen Stoffen Rohr- und Traubenzucker, jedoch haben diese Erfolg nur, wenn in starker Lösung angewandt. Glycerin und starke Saccharinlösungen wirken unsicher, bald anziehend, bald abstossend.

Während wir bei den für die Tiere, wegen ihrer Lebensweise, unwichtigen Süssstoffen starke Lösungen mit intensivem Geschmack nötig haben, sind Stoffe, deren Geschmack zur natürlichen Nahrung der Raubkäfer in Beziehung steht, in Konzentrationen wirksam, welche den menschlichen Geschmackssinn kaum erregen, d. h. für uns fast geschmacklos sind. Dies gilt vor allem für den bei meinen Experimenten vielfach verwendeten Fleischsaft, die Flüssigkeit, welche man erhält, wenn man Stückchen rohen Rindfleisches in dem 3—5fachen Gewicht Wasser zerschneidet und zerquetscht, dann filtriert. Die blassrote Flüssigkeit wirkt energisch auf die Käfer (wie auch auf fleischfressende Fische s. u.), wenn sie, aus der Pipette zuströmend, den Kopf mit seinen Anhängen trifft. Werden die erwähnten Filtrierpapierbällchen mit diesem Extrakte durchtränkt, so ist das Verhalten der Käfer gegen dieselben ein anderes, als wenn reines Filtrierpapier verwendet wurde. Die Stücke werden wie Fleisch behandelt, energisch angebissen und betastet. Die im Spiel der Taster sich zeigende gierige Erregung schien mir meistens noch grösser, als wenn wirkliches Fleisch vorlag, wohl deshalb, weil die Lösung der Extraktivstoffe hiebei konzentrierter ist und namentlich aus dem lockeren Papierbausche rascher frei wird und ins Wasser gelangt, als aus dem festen Muskelfleisch. Der Geschmack scheint rasch zu verschwinden, oder es vermissten die Käfer sonst etwas an der gefälschten Speise, denn nach 5 bis 10 Sekunden, während welcher lebhaft gekaut wurde, wird das Stück verlassen. Bei Papierbällchen ohne Fleischsaft dauerte es höchstens 3 Sekunden; noch nachhaltiger wirkend als Fleischsaft fand ich eine weingelbe Lösung von Liebig's Fleischextrakt in Wasser. Da konnte es bis 20 Sekunden dauern, bis der Käfer erkannte, dass er keine wirkliche Nahrung, sondern unverdauliche geschmacklose Cellulose vor sich habe.

Dass Zuckerlösungen dem Tiere angenehm schmecken (eine bei Fleischfressern unter den Insekten auffallende, aber allgemein zu beobachtende Thatsache), liess sich ebenfalls mit dieser Methode der Durchtränkung von Papierbällen am besten zeigen.

Von Interesse ist auch der folgende Versuch: Ich hatte einen *Dytiscus* durch eine starke

(dunkelbraune) Fleischextraktlösung getäuscht, und gab ihm kurz darauf einen Papierballen mit konzentrierter Chlornatriumlösung. Diese wird sonst entschieden verabscheut, jetzt aber mochte sie ihm ähnlich erscheinen wie die ebenfalls stark salzige Fleischextraktlösung, denn er biss an, und kaute eine Weile, ehe er die erneute Täuschung erkannte, und den widrigen Stoff von sich stiess, wie diese Käfer es in solchem Falle zu thun pflegen.

Versuche nach Resektion von Fühlern und Tastern.

Ich habe über diesen Gegenstand schon früher berichtet [1]), kann mich daher hier kurz fassen.

Entfernung der Fühler und der beiden längeren Tasterpaare (wobei die kurzen inneren Kiefertaster erhalten bleiben) ist eine sehr eingreifende Operation, welche den Käfer zur Nahrungssuche unfähig macht.

Das Schwimmen zeigt am Tage nach der Operation merkwürdige Veränderungen. Die Erhaltung der normalen Gleichgewichtslage ist bedeutend gestört, die Folge ist häufiges Überschlagen mit Drehung um die Queraxe, wonach der Käfer mit der Bauchseite nach oben schwimmt. Dieser Zustand schwindet am zweiten Tage, dagegen macht sich jetzt auffallend bemerklich, dass die Vorderbeine beim Schwimmen, später auch in der Ruhe nach vorne gestreckt gehalten werden. Bei Erschütterung beginnt der Käfer Schwimmbewegungen, welche sich, im Gegensatz zum unverstümmelten Käfer, auffallend gleichmässig folgen, und einen maschinenmässigen Eindruck machen. Sie erfolgen stets in derselben Richtung, meist wagerechte Bewegung erzeugend, so dass der Kopf an die Gefässwand anstösst, also eine völlig zwecklose Bewegung; das unverletzte Tier macht in solchem Falle eine Wendung nach der Seite oder (häufiger) nach unten, und entflieht in die Tiefe [2]). Häufig findet man die verstümmelten Käfer der Glaswand des Aquariums so fest anhaftend, dass es Mühe macht, sie loszubekommen; auch dies wird beim gesunden *Dytiscus* nie beobachtet.

Chemische Reize sind ganz ohne Wirkung. Fleischstücke werden nie von selbst gefunden, Berührung des Mundes mit solchen hat gewöhnlich jene horizontalen Ruderbewegungen zur Folge. In selteneren Fällen scheint durch die geschlossenen Kiefer ein wenig von dem Safte des Fleisches in die Mundhöhle zu dringen, und die inneren Geschmacksorgane zu erregen. Dann werden die Kiefer geöffnet, angebissen, und indem die Vorderbeine das Fleisch halten, geht das Fressen annähernd normal vor sich.

Nach längerer Zeit tritt eine gewisse Gewöhnung an den verstümmelten Zustand ein, wobei der Käfer seine verlorenen Fähigkeiten teilweise wiedergewinnt. Hierüber berichte ich weiter unten im Zusammenhang mit anderem.

Entfernung der Fühler. Störungen der Schwimmfertigkeit treten auch hier auf, jedoch weniger deutlich. Von Stumpfsinnigkeit infolge der Operation ist wenig oder gar nichts zu merken. Fleisch und andere Beute wird kaum weniger sicher gefunden und erkannt, als vom unverletzten Tiere. Chemische Reize wirken wie gewöhnlich, das Schmeckvermögen ist erhalten, offenbar ohne Abschwächung.

Entfernung der Taster schädigt die Käfer entschieden mehr, als die der Fühler. Sie büssen an Lebhaftigkeit ein, die Fähigkeit der Nahrungssuche ist zwar nicht aufgehoben, aber beträchtlich vermindert. Selbst direkte Berührung der Mundteile oder Fühler durch vorgehaltenes Fleisch

---

[1]) „Die niederen Sinne der Insekten“ (216) pag. 34 f.

[2]) Vergleiche „die niederen Sinne der Insekten“ pg. 54, 55 woselbst auch die Beziehung zu Exner's Sensomobilität besprochen ist.

bewirkt in sehr vielen Fällen nicht, dass angebissen wird. Doch tritt die normale Reaktion immerhin häufiger ein, als bei Exemplaren, denen auch die Fühler fehlen. Auffallend ist, dass auch Berührung des Mundes bei den fühlertragenden Käfern häufiger wirksam ist, als bei den fühlerlosen, obgleich die Mundteile bei beiden durch Resektion der Taster verstümmelt worden waren. Offenbar geht mit der Entfernung der Fühler eine Schädigung zentraler Thätigkeiten einher, welche auf das Gesamtnervensystem zurückwirkt und dessen Erregbarkeit vermindert. Mit den Tastern dagegen gehen dem Tiere nur sehr wichtige Sinnesorgane und mechanische Hilfsapparate verloren, die zentralen Funktionen werden jedoch nicht geschädigt.

Der anatomische Bau und die Anordnung der in Frage kommenden Sinnesorgane.

Sinnesorgane der Fühler. Die Fühler bestehen bei *Dytiscus* aus 11 langgestreckten Gliedern (Fig. 1). An diesen finden sich von Organen, die als Sinnesorgane in Frage kommen können, folgende:

Die grossen und die kleinen Grubenkegel, die Chitinstifte der Grundglieder, die Gruben und die kelchförmigen Organe.

Die kleinen Grubenkegel finden sich überall auf Fühlern und auf Tastern, sowie den sonstigen Mundteilen unregelmässig zerstreut (Fig. 1, 2, 3). Der massive, stumpfe oder spitze Chitinkegel ist in eine enge Grube so tief eingesenkt, dass er nur wenig hervorragt. Von der Basis des Kegels führt ein annähernd cylindrischer Kanal zum Fühlerinneren, schief das Chitin des Fühlergliedes durchsetzend. Auf dem Grundgliede des Fühlers finden sich die kleinen Kegel als einzige Sinnesorgane. Die Funktion dieser Organe ist unzweifelhaft die des mechanischen Sinnes, des Gefühlssinnes, oder wie andere wohl sagen werden, des Tastsinnes; das nähere hierüber ist in meiner schon zitierten früheren Arbeit (216 pg. 19 ff.) ausgeführt.

Die Gelenkstelle zwischen erstem und zweitem Gliede trägt zwei Gruppen von Sinnesorganen, wie ich sie anderwärts nicht gefunden habe (Fig. 9). Es ist je eine Anzahl cylindrischer Chitinstifte, von glashellem Aussehen und offenbar massiv. Bei starker Biegung des Fühlers müssen sie den Rand des ersten Fühlergliedes berühren. Hierin liegt vielleicht ihre Aufgabe, sie würden dann die Empfindung der aktiven oder passiven Bewegung des Fühlers vermitteln. In diesem Sinne liesse sich die Thatsache vielleicht verwerten, dass die beiden Gruppen von Stiften je am einen Ende von zwei auf einer senkrechten Durchmessern des hier kreisrunden Fühlerquerschnittes gelegen sind; jede Gruppe würde dann einer bestimmten Bewegungsrichtung entsprechen.

Dem zweiten Fühlergliede ist ferner eigentümlich eine Gruppe von „Gruben“ (Fig 9), deren Beschreibung weiter unten bei der *Dytiscus*-Larve folgen soll, da bei dieser jene Organe besonders ausgebildet sind. Sie gehören sicherlich nicht zu den Organen des chemischen Sinnes.

Vom zweiten Gliede an ist allen Gliedern gemeinsam das Vorkommen von grossen Grubenkegeln (ähnlich Fig. 7). Sie stehen am distalen Ende jedes Gliedes in der Zahl von 2—5 (nur am Endgliede mehr) um die Peripherie herum, und ragen aus ihrer Grube nur wenig heraus. Die Kegel sind hohl, mit plasmatischen Inhalte gefüllt, der deutlich mit nervösen Teilen in Zusammenhang steht. Das Chitin der Kegel ist ziemlich dick, deutlich doppeltkontouriert. Der zugehörige Porenkanal ist oft birnförmig.

Weil diese Kegel eine gewisse Ähnlichkeit mit dem unzweifelhaften Geschmacksorgan im

Munde von *Dytiscus* haben, ist an ähnliche Funktion vielleicht zu denken. Die erwähnten Versuche sprechen jedoch nicht gerade dafür.

Weitaus am zahlreichsten von allen Sinnesorganen der Fühler sind die nur auf der Beugeseite vorkommenden Organe, welche ich wegen ihrer Ähnlichkeit mit gewissen Gläsern, wie sie zuweilen als Champagnerkelche benutzt werden (auf hohlem dünnen Stiele eine plötzlich sich erweiternde Schale), als kelchförmige Organe bezeichnen will. Da die Funktion unklar ist, habe ich diesen indifferenten Namen gewählt.

Eine genügende Beschreibung dieser durch ihre Menge imponierenden und dabei so rätselhaften Organe konnte ich in der Litteratur nicht finden. Leydig (183) meint offenbar diese Organe, wenn er von kleinen Gruben spricht, welche die grossen Gruben umgeben. Er sagt (von *Acilius*), die Antennenglieder besitzen gegen ihre obere Gelenkstelle mehrere grosse auseinanderstehende Gruben, aus denen je ein kurzer Kegel hervorragt; „um diese grossen Gruben zieht sich dann immer ein Trupp vier- bis sechsmal kleinerer Gruben." Von den „vereinzelt mehr nach hinten" vorkommenden, von mir eben als kleine Grubenkegel bezeichneten Organen unterscheiden sich nach Leydig die um die grossen Gruben gruppierten nur dadurch, dass bei ersteren „das den Kanal oben abschliessende Knötchen in einen kleinen hellen Dorn übergeht." Über die Funktion spricht Leydig sich nicht aus, scheint aber, da er die Organe in seiner Abhandlung über Riechorgane bespricht, sie als solche zu deuten. Auch Hauser (132) kennt diese Organe, und bildet sie ab, freilich in ganz schematischer Weise und ungenau.

Mir scheinen die Organe doch etwas mehr verschieden zu sein, als Leydig angiebt. Zunächst stehen die Kegel überall zerstreut, die kelchförmigen Organe nur auf der Beugeseite der Antennen (Fig. 1; 98). Über den feineren Bau giebt die Flächenansicht so gut wie keine Auskunft, und die Untersuchung im optischen Schnitte am unzerschnittenen, aufgehellten Fühler ist darum nicht angängig, weil die Fühler zu dick sind, um mit starker Linse untersucht zu werden. Nur dünne Mikrotomschnitte, mit Oelimmersion betrachtet, führen zum Ziele (Fig. 108; 98).

Aus dem Fühlerinneren verläuft senkrecht nach aussen ein zylindrischer Porenkanal, der zuweilen auch etwas konisch nach aussen sich erweitert. Etwa auf $\frac{3}{4}$ der Dicke des Chitins, welches an diesen Stellen dicker als im übrigen zu sein pflegt, verengt sich der Porenkanal plötzlich auf $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{6}$ seines bisherigen Durchmessers, bleibt eine kurze Strecke so, um sich jetzt schalenförmig wieder zum ursprünglichen Durchmesser zu erweitern. Der ganze weite Kanal, wie auch der verengte Teil enthält eine mit Hämatoxylin ziemlich schwach sich färbende Masse, in welcher ich zuweilen einen unscharf begrenzten Zentralstrang zu erkennen glaube. Nicht selten finden sich im Kanal auch einzelne stärker sich färbende runde Kerne. Von dem Inhalt des eigentlichen Kelches ist nur eine den Boden bedeckende dünne Schicht mit Hämatoxylin färbbar. Der übrige Raum im Kelche wird bis zum Rande ausgefüllt von einem stark glänzenden, fast wasserhellen Körper, der nach innen zu keine scharfe Grenze erkennen lässt. Die verschiedensten von mir versuchten Färbungsmittel versagten an diesem Körper. Derselbe füllt den Kelch nach aussen zu so an, dass er gerade im Niveau des umgebenden Chitins liegt. Von einer Grube ist hier also wohl nicht zu sprechen. Nur auf Schnitten findet man recht häufig den Kelchinhalt ausgefallen, den Kelch somit als leere Grube. An den Rändern, wo die Aussenfläche des Fühlers in die Wand einer solchen Grube übergeht, finde ich nie Reste einer Verbindungsmembran zwischen Kelchinhalt und dem eigentlichen Fühlerchitin. Ich hebe dies hervor, weil dies einen Unterscheidungspunkt bildet zwischen den hier besprochenen Organen und den „Porenplatten" der Hymenopteren; bei diesen findet man auf Schnitten nicht selten die Verschlussplatte

deckelartig aufgeklappt, wobei man deutlich erkennen kann, dass das Chitin der Platte in das des Fühlers direkt übergeht. Das möchte ich nach den Bildern, die ich bei *Dytiscus* sah, von diesen Organen nicht behaupten.

Über die Art der Verteilung dieser merkwürdigen Organe auf dem Fühlerquerschnitt giebt Fig. 98 Aufschluss. Sie sind auf jedem Gliede in grosser Zahl vorhanden, liegen nur auf der medialen Seite, und sind fast durchgängig auf die distalen zwei Drittel der Länge beschränkt. Ganz am Ende fehlen sie wieder, hier trifft der Querschnitt nur die grossen Grubenkegel (s. o.). Da, mit Ausnahme der zwei ersten, alle Fühlerglieder mit diesen Organen ausgestattet sind, ist deren Gesamtzahl auf beiden Fühlern eine recht beträchtliche (mehrere Tausend).

Da ich diese kelchförmigen Organe infolge meiner Versuche an *Dytiscus* nicht für Organe des chemischen Sinnes halte, hätte ich vielleicht näheres Eingehen auf sie unterlassen können. Weil indessen nicht alle Zoologen in der Wertschätzung des Experimentes in derartigen Fragen übereinstimmen, hielt ich es für zweckmässig, objektiv zu schildern, wie mir der Bau der Organe sich darstellte; auf die etwa anzunehmende Funktion komme ich unten zurück.

Es ist noch einiges anzuführen, was die Gruppen der kelchförmigen Organe im Ganzen betrifft. Es treten Nerven zu jeder Gruppe, dieselben sowie die eingeschobenen Anhäufungen von Ganglien bieten nichts Besonderes. Bemerkenswert ist dagegen, dass ein ganz auffallend starker Tracheenast in diese Gegend verläuft. In lebend-frisch abgeschnittenen und in 0,6 % Na Cl Lösung untersuchten Fühlern treten die Haupttracheenstämme mit ihren starken Einschnürungen und ihren stets rückläufig abgehenden Ästchen stark hervor (Fig. 1). Nur der erwähnte dicke Ast zu jener Gruppe von Organen macht eine Ausnahme und geht nach vorne ab. Seine Endigung ist bei *Dytiscus* durch das dunkle Chitin verdeckt, bei dem durchsichtigeren *Acilius* waren mir leider Untersuchungen an frischem Material nicht möglich.

Zwischen den einzelnen kelchförmigen Organen, sowie in den Gruben der grossen Kegel und in deren Umgebung münden zahlreiche feine Kanäle, wie sie Leydig als Ausführungsgänge einzelliger Drüsen beschrieben hat.

An Fühlern, welche unzerschnitten in Hämatoxylinlösung gelegen hatten, war die Farbe durch die Fühlerbasis nur bis ins dritte Fühlerglied eingedrungen. An den weiteren Gliedern zeigte sich nie etwas von Färbung der Sinnesorgane oder Nerven, der beste Beweis für die Abwesenheit wenn auch noch so feiner Öffnungen an der Spitze der Kegel. Denn in die engen Drüsengänge war die Farbe weit eingedrungen, so dass dieselben in dem farblosen Inhalt des Fühlers als intensiv blaue Fäden erschienen. Ich sehe hierin einen Hauptstützpunkt für die Anschauung, dass die Riech- und Schmeckorgane der Insekten keine Löcher im Chitin aufweisen. Denn wenn die Farblösung in diese feinen Drüsenkanäle eindringt, ist gar nicht einzusehen, warum sie nicht auch in das behauptete grosse Loch der Kegel von *Vespa* eindringen sollte. Thatsächlich thut sie das aber nicht, eben weil kein Loch da ist. Die Farblösung dringt in Insektenfühler, welche vom Kopfe abgeschnitten sind, stets nur von der Schnittstelle aus ein.

Sinnesorgane der Taster.

Sämtliche an den Fühlern vorkommenden Hautsinnesorgane finden sich auch an den Tastern. Kleine Grubenkegel sind mannigfach verstreut, grosse Grubenkegel kommen in zwei Formen vor: Dunkelgefärbte, längliche, stark nach der Tasterspitze geneigte Zapfen ohne Lumen, in einer flachen

Grube sitzend, in welche ein enger Porenkanal führt, sind auf die Streckseite der Taster beschränkt. Auf der Beugeseite finden sich grosse Sinneskegel, welche in einer Grube versenkt sind, helles Chitin und ein deutliches Lumen mit plasmatischem Inhalt haben, und über einem weiten Porenkanale stehen. Besser als durch eingehende Beschreibung wird die Form der verschiedenen Kegel durch die Zeichnungen veranschaulicht (Fig. 7; 10) [1]. Nirgends habe ich wieder so typisch ausgebildete, so leicht zu untersuchende Exemplare von Hautsinnesorganen gesehen, wie an den Tastern von *Acilius*. Über Einzelheiten an diesen, über charakteristische Formverschiedenheiten der Kegel bei verschiedenen Arten von Schwimmkäfern, und über die Ungleichheit bei den Geschlechtern liessen sich Bogen füllen.

Kegel dieser Art finden sich auch am Gaumenzapfen der Dytisciden (Fig. 12, 13, 14), ferner sehr schön an der Spitze des inneren Kiefertasters (Fig. 2 e, Fig. 6). Bei *Dytiscus* stehen hier mehrere solche Kegel, bei den kleineren Dytisciden nur einer. Es ist dies eines der zahlreichen Beispiele dafür, dass eine Art Gesetz besteht, wonach die Hautsinnesorgane bei verschieden grossen Arten aus derselben Familie gewöhnlich nicht ihrer Grösse, sondern ihrer Zahl nach in Proportionalität zur Grösse des ganzen Tieres stehen, wie ich noch wiederholt zu bemerken Gelegenheit haben werde.

Kelchförmige Organe besitzt nur der grosse äussere Kiefertaster, und zwar eine umfangreiche Gruppe auf der Aussenseite seines Endgliedes. In dieser Gegend münden wieder zahlreiche Drüsengänge.

Die Basalglieder tragen einige der rätselhaften, schon beim Fühler erwähnten „Gruben."

Den beiden langen Tasterpaaren eigentümlich ist je eine Reihe langer dünner Haare, welche schräg über das Endglied zieht (Fig. 4 c, Fig. 2 b, Fig. 3 b).

Offenbar die wichtigsten Organe an den Tastern, den eigentlichen Tastapparat, findet man an der Spitze des Endgliedes (Fig. 4). Er ist bei Lippen- und äusseren Kiefertastern gleich gebaut und bietet durch seine eigenartige Gestaltung dem Untersucher viel Interessantes, zugleich aber auch manche Schwierigkeit.

Leydig (183) giebt an der betreffenden Stelle bei *Acilius* das Vorkommen von Wärzchen an, die bei *Dytiscus* zu deutlichen Kegeln sich gestalten. Mit Hilfe starker Immersionslinsen ist es mir gelungen, die nur 1 μ grossen Organe etwas genauer zu erkennen (Fig. 8). Zwischen *Acilius* und *Dytiscus* besteht in Beziehung auf diese Organe nur ein, nicht einmal bedeutender, Grössenunterschied. Ich habe diese „Tastzäpfchen" schon früher beschrieben (216, pg. 27) und abgebildet, und habe hier nur noch einiges hinzuzufügen. Meine frühere Abbildung giebt das Bild wieder, welches man unter dem Mikroskope sieht; wie mir der eigentliche Bau erscheint, drückt nebenstehende schematische Zeichnung wohl am besten aus. Der centrale Stift sieht aus, als ob er aus einer chitinähnlichen Masse bestände, und nicht hohl wäre. Er scheint die obere Querwand des fassförmigen Zapfens zu durchbohren. Nach unten zu geht er direkt in einen schwach glänzenden Strang über, welcher wahrscheinlich das Nervenende darstellt. [2])

Die Anordnung der ausserordentlich zahlreichen Tastzäpfchen auf den Tasterspitzen ergiebt sich aus Fig. 4. Sie stehen in zwei länglichen von einander getrennten Feldern dicht beisammen. Das eine Feld nimmt die äusserste Kuppe des Endgliedes ein, es wird in Wirksamkeit treten beim

[1] Ruland zeichnet in seiner Fig 14 einen Grubenkegel von *Dytiscus* und zwar mit klaffender Öffnung an der Spitze, ein Kunstprodukt seiner Kalibehandlung.

[2]) Es macht mir den Eindruck, als ob man hier, wie in manchen anderen Fallen, nicht die Annahme umgehen kann, dass es bei den Arthropoden eine chitinartige Umwandlung der Nervenendigungen gebe, ähnlich wie man ja hyaline Bildungen als Nervenendorgane auch beim Menschen findet, z. B. in den Stäbchen und Zapfen der Retina. Auch den

zufälligen Anstossen der Taster an einen Gegenstand, das andere mehr nach innen gekehrte Feld wird am meisten in Anspruch genommen werden, wenn der Käfer einen zwischen den Beinen gehaltenen Gegenstand willkürlich betastet.

Häufig, aber nicht regelmässig, sieht man unter den Tastzäpfchen einen grösseren, 4—6mal so langen Kegel hervorragen; bei genauerer Betrachtung erkennt man, dass dieser nur eine Modifikation jener ist, indem der aus dem Becher hervorragende Teil des Stiftes übermässig vergrössert ist und den oberen Teil des Bechers etwas auseinander gedrängt hat.

Die Sinnesorgane am Gaumen.

Über diese Organe liegt eine Arbeit von Gazagnaire (113) vor. Dieselbe ist wegen des Mangels der Abbildungen in ihren Beschreibungen ziemlich unklar, scheint jedoch in den meisten wesentlichen Punkten mit dem zu stimmen, was auch ich gefunden habe. Gazagnaire fasst seine Resultate dahin zusammen: „Chez les Dytiscidae, les renflements avec poils transformés, portant des boutons chitineux couverts de poils spéciaux sur leur contour interne principalement, en rapport avec des muscles, qui leur donne une mobilité permanente, avec des glandes qui les lubrifient, avec des nerfs nombreux, sont naturellement désignés comme détenant la fonction de tâter, de différencier, de goûter.“ — „Chez les Coléoptères, je localise le siège de la gustation dans la région antérieure de la paroi dorsale du pharynx“.

Über den feineren Bau der einzelnen Endapparate giebt Gazagnaire wenig an, eine Beschreibung derselben ohne Abbildungen ist auch kaum möglich.

Der Gaumen, d. h. das Dach der Mundhöhle wird von der als Oberlippe bezeichneten Platte gebildet; auf der Seite nach der Mundhöhle zu, also auf der unteren Fläche, liegt der Oberlippe je eine Platte durchsichtigen Chitins auf jeder Seite auf, so dass der eigentliche Gaumen aus zwei durch eine Furche getrennten Hälften besteht. Diese Platten tragen in ihrem hinteren Teile die Geschmackskegel in grosser Anzahl (bei *Dytiscus* jederseits etwa 70). (Fig. 71; 12).

Auf diesen Gaumenplatten ist nun weiterhin jederseits ein schon makroskopisch sichtbarer Zapfen aus dunkelbraunem Chitin beweglich aufgepflanzt, und zwar so, dass er im Leben für ge-

---

glänzenden Körper in den kegelförmigen Organen (s. o.) möchte ich hieher ziehen und nicht als Verschlussplatte, sondern als in besonderer Weise umgewandeltes Nervenendorgan betrachten. Auch für die Porenplatten der Hymenopteren ist eine derartige Auffassung schon ausgesprochen worden, von Kräpelin (161), welcher dieselben für umgewandelte Nervensubstanz erklärt. Auch der streitige Punkt bezüglich des Durchbohrtseins oder Nichtdurchbohrtseins der Geruchskegel reduziert sich, wie ich glaube, auf die Frage nach der Möglichkeit chitinoider Umwandlung der Nervensubstanz. Es entspricht ja nicht den Thatsachen, wenn man die Chitinschicht der Insekten als eine den Weichteilen nur aufliegende Decke betrachtet, welche in keinem organischen Zusammenhange mit den zelligen Elementen mehr steht Es existiert vielmehr an vielen Stellen nachweisbar ein Übergang von zweifellos lebenden und funktionierenden Zellen zu dem, was man schon Chitin zu nennen pflegt. Gerade in den Fühlern findet man nicht selten die dem Chitin unmittelbar anliegenden Zellen in einem Zustande veränderten Verhaltens gegenüber von Farbstoffen und sonstigen Reagentien. Es ist nun gar nicht einzusehen, warum nicht auch diejenigen zelligen Elemente, deren Fortsätze den Inhalt eines Kegels oder ähnlichen Hautsinnesorganes bilden, in ihrer äussersten Schicht chitinoid umgebildet sein sollten, ohne dass darum die chitinartige Schicht als eine selbstständige, von den Zellen unabhängig gewordene Membran anzusehen wäre. Bei dieser meiner Auffassung erklärt es sich auch, dass man an manchen Stellen, besonders wo sich die Chitinschicht aufs Äusserste verdünnt, dieselbe nicht doppeltcontouriert sieht, weil eben der Übergang zwischen Plasma und chitinoider Substanz ein allmählicher ist. Besonders passt diese Auffassung für die Porenplatten der Hymenopteren, wo sie von Kräpelin ausgesprochen wurde, wovon jedoch, soviel ich finde, bis jetzt eigentlich keine Notiz genommen ist.

wöhnlich senkrecht zum Gaumen steht und somit frei in die Mundhöhle ragt. Bei mikroskopischer Besichtigung wird der Zapfen durch den Druck des Deckglases natürlich umgelegt, und liegt dann dem Gaumen an.

Fig. 71 zeigt die ganze Oberlippe vom Munde aus gesehen, Fig. 12 die eine Gaumenplatte mit dem zugehörigen Zapfen (Fig. 13).

Wie die Fig. 12 zeigt, sind auf der Platte die Kegel unregelmässig verteilt, zuweilen stehen einige gruppenweise zusammen. Nach der Seite zu treten an Stelle der Kegel lange Haare.

Fig. 17 stellt einen einzelnen Geschmackskegel dar, zugleich den Typus der Geschmacksorgane aller kauenden Insekten. Auffallend ist bei diesen stets, dass in dem glashellen Chitin der Gaumenplatte eine Schicht dunkelbraungelben Chitins eingesprengt ist, welche den nervösen Inhalt direkt umschliesst. Charakteristisch ist ferner die flaschenförmige, bauchige Erweiterung des Porenkanals. Der Kegel ist glashell, besitzt ganz dünnes Chitin, und ist fast völlig in seine enge Grube versenkt. Ein Zentralstrang lässt sich oft bis in den Kegel deutlich verfolgen. Zwischen den einzelnen Kegeln münden zahlreiche Drüsenausführungsgänge.

In der kugelförmigen Erweiterung des Porenkanals darf man wohl das „Bläschen“ sehen, welches nach G. Joseph's (151) Angabe der wesentliche Bestandteil der Geschmacksorgane ist. Seine Beschreibung bezieht sich allerdings, wie es scheint, nicht auf Käfer, doch sind die Verhältnisse überall sehr ähnlich. Joseph macht bei dieser Gelegenheit eine Bemerkung, welche, wenn sie auf richtig gedeuteten Thatsachen beruhte, von grosser Bedeutung wäre. Er sagt nämlich von den erwähnten Bläschen: „Der Inhalt des Bläschens ist wasserhelle Protoplasmamasse, welche sehr empfindlich ist, bei Betupfung mit einem indifferenten Bitterstoffe bläulich und nach Berührung mit einer schwachen Salzlösung vorübergehend gelbgrün leuchtet. Dies tritt jedoch nur ein, wenn die Betupfung während des Lebens des Insektes geschieht.“

Bestätigte sich dies, so wäre das ja eine Entdeckung von weittragender Bedeutung für die ganze Sinnesphysiologie. Allein ich muss sagen, dass ich der Sache etwas skeptisch gegenüberstehe. Zunächst verstehe ich nicht, wie es gelingen kann, die von Joseph bezeichneten Stellen (Zungenbasis, Schlundregion, Gaumen) unter dem Mikroskope vom lebenden Tiere überhaupt zu Gesicht zu bekommen, namentlich aber sie experimentell zu untersuchen und zu betupfen. Leider hat Joseph über den interessanten Gegenstand nichts weiter veröffentlicht. F. Will (330) hat an den Schmeckorganen einiger Hymenopterenrüssel die von Joseph angegebenen Reaktionen vergeblich zu erzielen gesucht [1]).

Mit den charakteristischen Merkmalen, die Joseph für die Geschmacksorgane aufstellte, ist es somit schlecht bestellt. In Wirklichkeit haben sie eben keine solche Merkmale, sie stehen vielmehr den Geruchsorganen der Insekten ausserordentlich nahe und bilden mit diesen ein gemeinsames Ganzes.

Die Sinnesorgane an den beiden Gaumenzapfen weichen von den eigentlichen Geschmackskegeln der Gaumenplatte im Baue etwas ab, zeigen dagegen in Bau und Anordnung grosse Übereinstimmung mit den Sinnesapparaten an der Spitze des inneren Kiefertasters (Fig. 6). An beiden Orten finden sich zwei Arten von Grubenkegeln, hohle und massive. Die Spitze des Kiefertasters wie

[1] Joseph's Arbeiten über den Geschmacks- und Geruchssinn der Insekten tragen den Charakter vorläufiger Mitteilungen. Sie enthalten mancherlei fragwürdige Angaben, die kein späterer Autor bestätigen konnte, und welche auch Joseph selbst nicht weiter verteidigt hat. Sie dürften daher eine ernstliche Berücksichtigung heutzutage nicht mehr verlangen.

des Gaumenzapfens wird bei *Dytiscus* von einigen, bei seinen kleineren Verwandten von nur einem hohlen Grubenkegel (Fig. 6 a, Fig. 14) eingenommen, der ein ganz ähnliches Bild bietet, wie die grossen Grubenkegel an der Beugeseite der Lippentaster (Fig. 7), an den Seiten dickes, an der Spitze unmessbar dünnes Chitin besitzt. Seitwärts von der Spitze des Zapfens (und des inneren Kiefertasters) bemerkt man zahlreiche grosse massive Grubenkegel (Fig. 6 b, Fig. 15, 16), zwischen denen kleinere zerstreut liegen. In die Gruben aller dieser Grubenkegel münden zahlreiche Drüsengänge, oft in auffallender Weise parallel zu vieren nebeneinander (Fig. 16). Auch zwischen den einzelnen Gruben finden sich ihre Mündungen.

Versuch der Deutung des anatomischen Befundes auf Grund der Experimente.

Die Deutung eines Teiles der im Vorhergehenden beschriebenen Sinneswerkzeuge an Fühlern, Tastern und im Munde macht keine Schwierigkeit. Als Organe des Tastsinnes erweisen sich schon durch die Betrachtung die massiven Grubenkegel, grosse und kleine, sowie die wenigen Haare, die sich an den genannten Orten finden. Dass diese Organe den chemischen Sinnen nicht dienen, darin bin ich allgemeiner Zustimmung sicher.

Schwieriger ist die Entscheidung betreffs der Tastzäpfchen an den Tasterspitzen. Die Beobachtung des lebenden Käfers zeigt aufs deutlichste, dass derselbe die Tasterspitzen als ein sehr feines Tastwerkzeug mannigfach verwendet. Offenbar darf man in diesen Organen den wichtigsten Tastapparat der Dytisciden sehen. Mit den Fühlern tasten die Dytisciden ja gar nicht. Unentschieden muss ich lassen, ob die Tastzäpfchen auch dem Geschmackssinne dienen, die Experimente haben hier keine Entscheidung gegeben. Nach meiner subjektiven Auffassung scheint mir Geschmacksfunktion diesen Organen nicht zuzufallen, vielmehr eher den hohlen Grubenkegeln der Taster. Geschmacksorgane sind ausserhalb des Mundes sicher vorhanden, das ergiebt sich schon aus dem Verhalten der Käfer, deren Taster von einer schmeckbaren Flüssigkeit bespült werden. Noch entscheidender war mir das Benehmen eines *Dytiscus*, dem die Oberlippe mit samt ihren Geschmacksorganen genommen war. Auch dieser zeigte noch Schmeckvermögen, liess sich durch Zucker und Fleischsaft erregen, durch Chinin abstossen und biss in Papier mit Fleischgeschmack.

Eine gewisse Empfindlichkeit gegen chemische Reize besitzen auch die Fühler, sicher für starke Reize, unsicher für die schwach wirkenden Stoffe, wie Zucker und Fleischsaft. Die Resektion der Fühler hebt darum auch das äussere Schmeckvermögen nicht auf, wie auch umgekehrt dies nicht vollständig verschwindet, wenn die Taster entfernt, die Fühler aber erhalten sind. Waren dagegen Fühler und Taster weggeschnitten, so fehlte das äussere Geschmacksorgan ganz, damit auch das äussere Schmeckvermögen, wodurch zugleich bewiesen war, dass nicht etwa zwischen den Kiefern eindringende Flüssigkeitsteilchen das Geschmackorgan am Gaumen erregten und hiedurch überhaupt das Schmeckvermögen der äusseren Teile (Taster, Fühler) vorgetäuscht wäre. Dies alles ist an zahlreichen Exemplaren oftmals erprobt worden.

So wie einerseits *Dytiscus* ohne Gaumenorgane noch Schmeckvermögen hat, also ein äusseres Geschmacksorgan besitzen muss, so ist andererseits auch nach Entfernung der äusseren Kopfanhänge, der Fühler und Taster, das Schmeckvermögen in der Mundhöhle voll und ganz erhalten. Ein so durch Wegnahme der Fühler und Taster verstümmelter Käfer ist zwar nur schwer zum Fressen zu bewegen, hat er aber einmal angebissen, so macht er Geschmacksunterschiede gerade wie ein ge-

sunder, er verzehrt reines Fleisch, verschmäht bitter gemachtes etc.; er erkennt auch die Täuschung durch geschmacklose Stoffe (Filtrierpapier) rasch.

Ich muss allerdings hinzufügen, dass dieser Versuch insofern nicht ganz einwandsfrei ist, als dabei die kleinen inneren Kiefertaster stehen geblieben sind, welche wahrscheinlich auch geschmacksempfindlich sind. Indessen ist die Zahl derjenigen Organe an diesen Tastern, welche als Schmeckwerkzeuge in Betracht kommen können, so gering, dass ihre Gegenwart allein das Erhaltensein des Schmeckvermögens nach der Resektion der anderen Taster nicht erklärt, und es ist daher Gazagnaire's Auffassung von der Schmeckfunktion der Gaumenplatte gewiss eine zutreffende.

Bemerkenswert scheint mir eine Beobachtung, welche ich an einem Käfer machte, der dieses seines inneren Schmeckorganes durch Resektion der Oberlippe beraubt war. Er überstand die Operation gut, reagierte auf Fleischsaft in normaler Weise, auf reines Wasser, das zur Kontrole verwendet wurde, nicht. Wurde dem durch Fleischsaft oder mechanischen Reiz (s. o.) erregten Käfer ein Stück Fleisch gereicht, so biss er lebhaft an und kaute. Nun trat aber ein merkwürdiges Verhalten ein: Er benahm sich dem Fleische gegenüber genau so, wie ein unverletzter Käfer gegenüber einem geschmacklosen Stoffe, oder einem solchen, dessen Geschmack rasch verschwindet (fleischsaftgetränktes Papier). Er drückte seine Unruhe durch lebhaftes Vibrieren der Taster aus, entfernte den Mund von der angebissenen Stelle, biss in eine andere ein, wühlte darin mit den Maxillen und wiederholte dies an mehreren Stellen, ohne wirklich zu fressen. Später, als sein Hunger noch mehr gestiegen sein musste, setzte er seine Versuche noch länger fort, stets in der beschriebenen Weise die Stelle am Fleische wechselnd, was gesunde Käfer nie thun, bis er schliesslich das Stück unbefriedigt fallen liess.

Dieser Versuch scheint mir zu beweisen, 1) dass äussere Geschmacksorgane existieren, 2) dass das innere Geschmacksorgan von grosser Bedeutung ist und durch die äusseren nicht ersetzt werden kann. Der Beweis für die Existenz äusserer Schmeckwerkzeuge ist ein strenger, denn ohne diese könnte der Käfer nicht nach Entfernung des Gaumenorgans noch auf Fleischsaft reagieren. Der Beweis für die Existenz eines inneren Geschmacksorganes ist nicht so sicher, weil, wie erwähnt, die Entfernung aller Taster und, mit diesen, aller äusseren Schmeckorgane, kaum ausführbar ist.

Das Verhalten des Käfers ohne Oberlippe lässt zweierlei Erklärungen zu: Entweder ist sein Benehmen bedingt durch den Verlust des inneren Schmeckorganes, indem er durch das äussere zwar zum Anbeissen veranlasst wird, dagegen, wenn der Bissen in den Mund kommt und hier wegen fehlenden Schmeckorganes geschmacklos erscheint, der Bissen nicht verschluckt wird. Oder aber, der Verlust der Oberlippe macht mechanisch das Schlucken unmöglich, der Käfer „glaubt" aber, die Nichtverschluckbarkeit sei Schuld der Speise, nicht seiner Verstümmelung, von der er kein Bewusstsein hat; deshalb wechselt er die angebissene Stelle mit anderen, um geniessbarere Speise zu gewinnen.

Beide Auffassungen erklären die Thatsachen.

Bei den bisherigen Besprechungen habe ich die „kelchförmigen Organe" an Fühlern und Tastern ganz beiseite gelassen, um sie gesondert zu besprechen. Ich finde in der ganzen Reihe der Insekten kein Tier, welches Organe aufweist, die mit diesem in nahe Beziehung gebracht werden könnten. Dass sie dem Geschmackssinne **nicht** dienen, glaube ich deshalb, weil sie an den Fühlern so ausserordentlich zahlreich sind, und gerade diese für das Schmeckvermögen augenscheinlich bedeutungslos sind.

Für diskutierbar halte ich zwei Auffassungen, die sich über die Funktion dieser eigenartigen

Organe aufstellen lassen. Sie könnten dem Riechvermögen für die Zeit des Aufenthalts an der Luft dienen, oder sie könnten Sinnesorgane sein, welche zur Regulierung des Schwimmens dienen, die Erhaltung des Gleichgewichts und die Orientierung über die Lage im Raume und über die Eigenbewegung des Tieres vermitteln. Da *Dytiscus* nicht selten das Wasser verlässt, und von seinen grossen Flügeln Gebrauch macht, wäre es nicht undenkbar, dass er während der Zeit des Aufenthalts an der Luft auch riechen könnte, wie andere Käfer. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass ein gewisser geringer Grad von Riechvermögen vorhanden ist, doch weiss ich kein Moment anzugeben, welches nachweisen würde, dass *Dytiscus* vom Riechvermögen irgend welchen Gebrauch macht. Zunächst fielen alle meine diesbezüglichen Experimente negativ aus. Dass ferner die Wasserkäfer, wenn sie beim Fliegen Wasserflächen aufsuchen, sich hiebei vorzugsweise vom Gesichtssinne leiten lassen, habe ich schon früher erwähnt (216), auch dass verschiedene Angaben vorliegen, nach welchen die Käfer durch glänzende Glasflächen getäuscht worden sind (252). Das spricht gegen Leitung durch den Geruch des Wassers. Andererseits wird aber auch angegeben, dass *Dytiscus* in dunkler Nacht fliegend, selbst kleine Wasserpfützen mit trübem Wasser mit Sicherheit finden soll. Doch kann auch hiebei der Gesichtssinn immer noch leitend gewesen sein. Im Wasser scheint der Gesichtssinn wenig Wert für den Käfer zu haben, wenigstens sah ich Exemplare mit völlig exstirpierten Augen ebenso sicher schwimmen wie gesunde, und auch beim Suchen der Nahrung zeigten sie sich kaum ungeschickter.

Jedenfalls kann die Existenz eines mässig entwickelten Riechvermögens nach den vorliegenden Beobachtungen nicht mit Bestimmtheit in Abrede gestellt werden, und dann könnten die kelchförmigen Organe wohl seine Werkzeuge sein.

Ansprechender aber erscheint mir die erwähnte Annahme, dass der normale, adäquate Reiz dieser Sinnesorgane ein mechanischer ist, und dass diese dadurch zur Statik und Kinetik des Schwimmens in Beziehung stehen. Beim Schwimmen werden die Fühler seitwärts gestreckt gehalten und kehren damit gerade diejenige Seite nach vorne, welche unsere in Frage stehenden Organe trägt. Diese werden somit dem Wasserdruck beim Vorwärtsschwimmen direkt entgegengestellt. Werden die Fühler abgeschnitten, so ist das Schwimmen erschwert, noch viel mehr, wenn die Taster mit entfernt sind. Denn nach Entfernung der Fühler allein bleibt dem Tiere immer noch die ziemlich grosse Gruppe von kelchförmigen Organen auf dem Endgliede der Kiefertaster übrig, und erst, wenn auch diese fehlen, ist die Desorientierung und Gleichgewichtsstörung eine vollständige. Es treten dann alle die beschriebenen Störungen auf, der Käfer heftet sich mit Vorliebe an die Wand an, er ändert nie willkürlich die Richtung des Schwimmens, offenbar weil er gar keine Empfindung mehr vom Schwimmen und dessen Erfolg hat.

Gewiss fehlt es auch anderen gewandt schwimmenden und fliegenden Insekten nicht an Apparaten zur sensiblen Regulierung der Bewegung, ich erinnere nur an die Halteren der Zweiflügler, welche neuerdings nach E. Weinland (325) in diesem Sinne gedeutet werden. Warum freilich gerade bei einzelnen Familien die Apparate so besonders ausgebildet sind, entzieht sich vorläufig unserem Verständnis.

Für Organe des chemischen Sinnes halte ich bei *Dytiscus* ausschliesslich die Kegel der Gaumenplatte sowie die hohlen Grubenkegel von der Form der Figur 7, welche sich am Lippentaster, inneren Kiefertaster und Gaumenzapfen vorfinden; dagegen halte ich die massiven Grubenkegel, die Tastzäpfchen und die kelchförmigen Organe für Werkzeuge des mechanischen Sinnes.

Dass die Drüsen, deren Ausführungsgänge sich so vielfach in der Umgebung aller dieser Sinnesorgane finden, zur Sinnesthätigkeit, speziell vielleicht dem Geschmack, in irgend einer Beziehung stehen, halte ich deshalb für sehr unwahrscheinlich, weil sie auch z. B. in den Gruben der massiven Tastkegel in Menge münden. Wahrscheinlich liefern sie ein Sekret, das dem Chitin Schutz gegen Imbibition mit Wasser verleiht, vielleicht auch ein Exkret, analog dem Schweiss.

Nun noch einige Worte über die Bedeutung der Fühler und Taster im Ganzen.

Aus den mitgeteilten Versuchen geht deutlich hervor, dass die Bedeutung der Taster, wenigstens für den Aufenthalt im Wasser, grösser ist als die der Fühler. Ihre Resektion bedingt merkbarere Störungen. Zahlenmässig geht dies aus der Versuchsreihe hervor, die ich früher (216 pg. 35) veröffentlicht habe, und deren Resultat war, dass ein Fleischstück von unverletzten Tieren (sämtlich *Dytiscus marginalis*) 10 mal aufgefunden wurde, von Tieren mit Tastern, aber ohne Fühler 6 mal, mit Fühlern und ohne Taster 1 mal, ohne Fühler und ohne Taster keinmal. Am genannten Orte ist auch ausgeführt, dass der bei Entfernung der Taster wesentlich geschädigte Sinn der Tastsinn, nicht der Geschmackssinn ist.

Wasserkäfer, denen die Taster fehlen, sind im Kampf um's Dasein wesentlich schlechter gestellt, als gesunde unverletzte, und auch als solche, denen die Fühler fehlen. Beim Kampf um ein Stück Fleisch sah ich stets die tasterlosen den unverstümmelten Käfern weichen. Waren die Käfer zeitweise ohne Nahrung geblieben, so fiel ihnen einer aus der Gesellschaft zum Opfer, und es war stets ein Exemplar ohne Taster, welcher von den anderen aufgefressen wurde. Und dabei war dieses Opfer nicht etwa infolge der Operation gestorben, sondern es hatte wochenlang nach derselben gelebt und sich gut erholt. Trotzdem sah ich immer gerade diese Exemplare im Kampfe unterliegen, während der Verlust der Fühler nicht in diesem Sinne wirkte.

Wer Gelegenheit hat, Wasserkäfer länger zu beobachten, wird nicht Plateau zustimmen, welcher die Taster der Insekten, auch die der Käfer, als unnütz gewordene Organe auffasst, deren Verlust dem Tiere keinen Schaden bringe (240). Man braucht nur einen *Dytiscus* zu beobachten, welcher Nahrung wittert und sucht, und ihm ferner beim Fressen zuzusehen, um sich vom Gegenteil zu überzeugen.

Plateau hat die fressenden Insekten mit der Lupe betrachtet und gefunden, dass sie normal ihre Nahrung aufnehmen, auch wenn die Taster entfernt sind. Von *Dytiscus* giebt Plateau speziell an, dass er (das unverstümmelte Tier) beim Fressen die Fühler seitwärts vom Kopfe ausgegestreckt hält, dass die Lippentaster, ohne das Futter zu berühren, nach unten und hinten gestreckt werden. Die Unterkiefertaster werden mit den Spitzen an das Fleisch angelegt, „mais [elles] ne tâtonnent pas.“

Ich hatte Gelegenheit, an etwa 40—50 Stück *Dytiscus marginalis* (♂ und ♀) Beobachtungen anzustellen. Sie verhielten sich im wesentlichen alle gleich. Ihre Fühler bleiben beim Fressen wie beim Ergreifen der Nahrung ausser Thätigkeit, ihr Fehlen stört beim Fressen gar nicht. Ist das vorgelegte Stück Fleisch sehr klein, so bleiben auch die Lippentaster ausser Thätigkeit, sie werden, wie auch Plateau angiebt, nur passiv mit der Unterlippe bewegt. Anders die Kiefertaster. Diese betasten lebhaft und andauernd das Fleisch, nur vorübergehend bleiben sie mit der Spitze, oder in ihrer ganzen Länge dem Fleischstücke angelegt. Sie scheinen

dann ausser zum Halten des Objektes auch zum Drehen und Wenden desselben zu dienen. Wie erwähnt, wird das Spiel der Taster ein besonders lebhaftes, wenn ein ungewöhnlicher Geschmackseindruck erzeugt wird, oder wenn das Tier durch eine ungeniessbare Masse getäuscht wurde, oder endlich, wenn ihm zuvor das Geschmacksorgan am Gaumen genommen worden ist.

Ist das zu bewältigende Stück Fleisch aber einigermassen gross, ist es namentlich langgestreckt, wie z. B. ein Regenwurm, der dem Käfer vorgeworfen wird, so treten auch die Lippentaster in Thätigkeit; sie werden in derselben Weise gebraucht wie die Kiefertaster, nur wird mit Vorliebe das Objekt (der Wurm) zwischen den langen dritten Tastergliedern eingeklemmt. (An diesen Gliedern befinden sich die charakteristischen grossen Grubenkegel.)

Ich freue mich, nach Anstellung der mitgeteilten Beobachtungen und Versuche meine Anschauung in einer Arbeit von G. Wasmann (320) bestätigt zu finden. Wasmann sagt mit Bezug auf Plateau's Versuche über die Bedeutung der Taster, dessen Versuche beweisen nicht, dass dieselben Tiere mit den Tastern sich nicht besser zu ernähren vermögen, als ohne die Taster, und dass die tasterlosen Individuen nicht unterliegen würden in der Konkurrenz mit den übrigen (s. o. pg. 81).

Wasmann sagt weiter: „Manche Coleopteren gebrauchen bei der Nahrungsaufnahme regelmässig ihre Kiefertaster als Finger, um den Bissen leichter in den Mund zu schieben, z. B. *Hydrophilus piceus;* andere z. B. *Staphylinus caesareus,* berühren wenigstens mit ihren Kiefertastern jeden Bissen bei jeder neuen Bewegung der Kiefer. Einige Käfer können nach Verlust sämtlicher Taster keine Nahrung mehr zu sich nehmen, sondern verhungern *(Hydrophilus piceus)*, andere vermögen zwar noch die Nahrung aufzufinden, fressen aber an derselben merklich unbeholfener als früher *(Dytiscus marginalis* und *Cybister virens). Dytiscus marginalis* kann auch umgekehrt nach Verlust beider Fühler noch mittelst der Taster die Beute auffinden und an derselben, wie gewöhnlich, fressen. Erst wenn man ihm Fühler und Taster amputiert, ist er zum Hungertode verurteilt.“ —

Betreffs *Dytiscus* lassen meine mitgeteilten Versuche die weitere Präzision zu, dass die Taster weit wichtiger sind, als die Fühler, dass ihre Entfernung den Tastsinn mehr als den Geschmackssinn schädigt, und dass auch Käfer ohne Fühler und ohne Taster zum Fressen gebracht werden können. Hierbei spielt die Gewöhnung eine grosse Rolle; der Käfer gewöhnt sich rasch an seinen verstümmelten Zustand. Offenbar übernehmen andere Organe zum Teil die Funktion der verloren gegangenen, die Tiere können lernen, auf andere Weise als bisher ihren Zweck zu erreichen. So konnte ich drei Wochen nach der Operation Käfer zum Fressen bringen, die eine Woche zuvor Nahrung nur bei Anwendung besonderer Vorsichtsmassregeln, oft gar nicht, annahmen. Die ganze Haltung ist eine etwas andere als gewöhnlich, die Vorderbeine werden dauernd etwas vorgestreckt, wie um die eigentlichen Tastapparate zu ersetzen. Die Maxillen werden stets etwas geöffnet gehalten, wohl um den inneren Kiefertaster mehr zur Geltung kommen zu lassen und um das Geschmacksorgan im Munde zugänglicher zu machen.

Diese Angewöhnung an die neuen Verhältnisse ist ein Punkt, den Plateau unberücksichtigt gelassen hat. Er hat nach Entfernung der Taster zuerst Resultate erhalten, die mit meinen stimmen, dann aber wartete er längere Zeit nach der Operation, und fand nun das gewünschte Resultat. Ich muss betonen, dass zur Erholung von der Operation der Tasterresektion bei *Dytiscus* wenige Stunden hinreichen, und nicht die Aenderung, die nach Wochen eintritt, ist als Erholung zu deuten; diese stellt vielmehr, wie gesagt, ein vikariierendes Eintreten anderer Gefühlsorgane für die verloren gegangenen dar. Daraus, dass Insekten ohne Taster lange leben können, ergiebt sich nicht, wie Plateau meint, deren Nutzlosigkeit, namentlich nicht, wenn diese tasterlosen Tiere in die Freiheit zurückgelassen werden. Hier findet ein Raubkäfer oder Aaskäfer so viel Beute, dass er mit seinesgleichen kaum

ernstlich in Konkurrenz tritt[1]). Er ist vielleicht etwas ungeschickter geworden, und nimmt daher mit spärlicherer und namentlich wehrloserer Beute vorlieb, als ein gesunder Käfer. Daran ist wohl nicht zu zweifeln, dass bei Käfern und anderen Insekten ein hoher Grad von Luxuskonsumption stattfindet, den Bestand ihrer Organe können sie, zum mindesten vorübergehend, mit geringerer Nahrungsmenge erhalten, als sie in Wirklichkeit aufnehmen. Eine geringere „Erwerbsfähigkeit" infolge Verlustes der Taster kann dem Tiere zwar nicht verderblich, aber doch so hinderlich sein, dass der Verlust nicht als gleichgiltig zu bezeichnen ist. Ich will nicht als Beispiel den Menschen wählen, da dieser Kunsthilfe und Pflege Anderer hat, wenn er verletzt ist, aber zum Beispiel ein Triton, dem ein Bein fehlt, fristet gemütlich sein Leben weiter, bis es nachgewachsen ist, soll darum das Bein nutzlos sein? Einem Käfer kann man ein Beinpaar nehmen, ohne ihn dadurch zu vernichten oder für späterhin dem Untergang zu weihen. Solcher Beispiele liessen sich hunderte anführen.

Jedenfalls ist Plateau's Verallgemeinerung eine übereilte und nicht zutreffende; er schliesst aus Beobachtungen an zwei Insektenarten auf allgemeine Wertlosigkeit der Taster für das Riechvermögen, er stellt die Taster als allgemein entbehrliche Organe hin, auf Beobachtungen an ein paar Käfer- und Orthopterenarten hin; hätte er von den ersteren einen Hydrophiliden, von den letzteren eine Gryllotalpa benützt, so würde er sich anders haben ausdrücken müssen.

Unklar ist mir, worauf die Differenz in Plateau's und meiner Beschreibung des Verhaltens fressender Wasserkäfer beruht. Fast möchte man an Landessitte bei den Käfern glauben, da Plateau so bestimmt angiebt, dass seine Wasserkäfer das Fleisch nicht betasten, und da ein Zweifel an den Beobachtungen des hervorragenden Forschers nicht in Frage kommt.

Dass Plateau die Verwendung der Lippentaster nicht kennen lernte, wird seinen Grund darin haben, dass er seinen Käfern kleinere Fleischstücke als ich, und namentlich keine Würmer zum Fressen gegeben hat.

Ich möchte hier noch hinweisen auf einen von mir früher nur kurz berührten Punkt, die interessante Gestaltung des inneren Kiefertasters bei den Dytisciden. Derselbe ist für gewöhnlich nicht leicht sichtbar, da er dem Unterkiefer selbst ganz dicht anliegt. In Fig. 2 habe ich den Unterkiefer mit seinen beiden Tastern abgebildet und zwar der Deutlichkeit wegen so, wie er sich darstellt, wenn man durch Druck auf das bedeckende Deckgläschen den kleinen Taster etwas gegen die Lade des Kiefers verschiebt. Durch die im ersten Tastergliede sichtbare Sehne wird der Taster elastisch stets wieder an den Kiefer angedrückt und zwar so dicht, dass auf den ersten Blick beide Teile ein Ganzes zu sein scheinen. Der Taster reicht nicht ganz so weit wie der Kiefer, und trägt an seiner Spitze die beschriebenen und in Fig. 6 abgebildeten grossen Grubenkegel, hohle und massive, Geschmacks- und Tast-Kegel. Der Kiefer selbst entbehrt der Sinnesorgane völlig. Durch die Anordnung der beiden Teile zu einander wird es ermöglicht, dass, wenn der Kiefer in eine Beute eingeschlagen wird, der etwas kürzere Taster in die Oeffnung mit eindringt, und so im stande ist, gewisse chemische und physikalische Eigenschaften der angebissenen Masse erkennen zu lassen, wozu noch ein geringer Grad aktiver Tastfähigkeit und Beweglichkeit mithelfen mag.

Diese an einen genial ausgesonnenen Mechanismus erinnernde Kombination eines mecha-

[1] Wo, wie meinen obigen Versuchen, im engen Raume, Konkurrenz verstümmelter und gesunder Käfer vorkommt, unterliegen die ersteren.

nisch wirkenden Kiefers mit einem sensiblen Begleiter, welcher selbst gegen starke mechanische Insulte durch die überragende Spitze des Kiefers geschützt ist, findet sich auch noch bei anderen vom Raube lebenden Wasserinsekten, z. B. der Larve von Perla und Chloroperla (Fig. 5). Bei Landraubinsekten hat der innere Kiefertaster mehr den Bau der anderen Taster, und scheint auch nicht in der beschriebenen Weise in die vom Kiefer geschlagene Oeffnung tastend und schmeckend mit einzudringen.

Ueber *Hydaticus cinereus*, mit welchem ich mich nicht beschäftigen konnte, existiert eine Mitteilung von Newport. Dieser Forscher, welcher die Insektenfühler für Hörorgane hält, sucht durch ein Experiment an genanntem Schwimmkäfer den Beweis zu erbringen, dass die Fühler nicht „Riechorgane“ sind. Das von ihm geschilderte Verhalten des Käfers stimmt annähernd mit dem, was ich bei verwandten Formen beobachten konnte. Newport bewegte ein Stückchen rohes Fleisch an den Atemlöchern vorbei, ohne Erfolg; dann brachte er es nahe an die Fühler, „aber ohne die geringste Bewegung in diesen Organen hervorzurufen, während der Käfer wohl anfieng, seine Palpen lebhaft zu bewegen, als ob er die Gegenwart von irgend einer Sache wahrgenommen hätte, aber im übrigen blieb er bewegungslos wie vorher. Darauf wurden die Fühler mit dem Fleische berührt, und das Insekt zog sie sofort zurück, als ob es dadurch belästigt würde. Darauf wurde das Fleischstück auf ein Zoll Entfernung unmittelbar vor den Käfer gebracht, und sofort kamen die Palpen in lebhafte Bewegung und das Tier stürzte vorwärts, packte das Fleisch und begann es gierig zu verschlingen.“

Newport zieht aus dem Versuche den Schluss, dass der Sitz des Geruchssinnes weder in den Luftlöchern, noch in den Fühlern sich befinde, „sondern sicherlich am Kopfe selbst.“ Auch bei anderen Insekten findet er den Geruchssinn in den Tastern.

Larve von Dytiscus marginalis.

Sie ist ein noch gierigerer Räuber, als der Käfer selbst, was wohl daraus erklärlich ist, dass sie nicht wie der Käfer die Nahrung zerkleinern und fressen kann, sondern sich mit dem Aussaugen der Beute begnügen muss. Sie bedarf daher einer weit grösseren Zahl von Opfern, von denen immer ein bedeutender Teil des Nährstoffes für sie verloren geht.

Die Hautsinnesorgane der Dytiscuslarve stehen mit denjenigen des fertigen Käfers in gar keinem Zusammenhange, haben dagegen viel Ähnlichkeit mit den bei anderen Larven vorkommenden Formen.

Die Larve ist an Sinnesorganen bei weitem ärmer als das fertige Insekt. Gemeinsam sind beiden Tastkegel, Haare und Gruben ohne Kegel. Die charakteristischen Larvensinnesorgane an den Spitzen von Fühlern und Tastern, sowie die eigentlichen glatten Haare am Kopfrande fehlen dem Käfer.

Beide Tasterpaare haben an der Spitze ganz zartes, dünnes und durchsichtiges Chitin, die verdünnte Endfläche trägt zartwandige blasse Kegel, deren Anordnung die Fig. 19 und 20 zeigen. An mit Carmin durchgefärbten Präparaten sieht man den Nerv in dem Taster, fast ohne an Dicke abzunehmen, sich bis ans Ende erstrecken und hier, zu einem Ganglion anschwellend, dicht unter den Kegeln endigen. Das Grundglied des Kiefertasters trägt an seinem Ende auf der Beugeseite einen hohlen dunklen Dorn (Fig. 21), welcher an seiner dünnchitinisierten Endfläche einige zarte Kegel zeigt;

nahe seiner Basis befindet sich eine der sogleich näher zu beschreibenden „Gruben.“ Einen eben solchen Dorn mit eben solcher Grube bemerkt man an der Spitze des Fühlers.

Hohle Grubenkegel finden sich nirgends, massive, etwas versenkt stehende Tastkegel sind vorhanden, aber im Verhältnis zum Fühler und Taster des Käfers sehr spärlich.

Die mehrfach vorkommenden Haare sind eigenartig gebaut, indem sie aus einem über die Chitinfläche sich erhebenden Becher mit zierlicher äusserer Skulptur sich erheben, lang und dünn sind. Sie finden sich auch an der Unterlippe, hier neben einigen kolossalen kegelförmigen Borsten, welche einen Hohlraum, mit Luft erfüllt, enthalten.

Sehr auffallende Bildungen sind die platten ruderförmigen Haarbildungen, welche den ganzen Vorderrand des Kopfes besetzen (Fig. 18 d.) Nur bei den Larven von Perla und Chloroperla habe ich ähnliche Bildungen (Fig. 62, 64) gesehen. Sie sitzen weiten Porenkanälen auf; man bekommt zuerst den Eindruck, der Inhalt desselben setze sich in das Haar fort, in anderen Fällen glaubt man an letzterem an der Basis ein enges Lumen zu sehen, das sich weiterhin im Haar seitlich stark erweitert, und gegen dessen Ende hin nur noch von einer zarten Decke umschlossen scheint. An den nicht seltenen abgebrochenen Haaren erkennt man indessen deutlich, dass das Ganze ein sprödes Chitingebilde ist, dessen Struktur einen nervösen Inhalt vorzutäuschen geeignet ist. Selbst das so zart erscheinende Ende des Ruders giebt einen scharfkantigen Bruch. Der Inhalt färbt sich mit Carmin nicht. Bei genauer Untersuchung glaube ich auch direkt zu sehen, dass der Porenkanal an der Basis des Haares seinen Abschluss erreicht, und sich also nicht ins Haar fortsetzt.

Hinzutretende Nerven sah ich nicht, will aber ihr Vorhandensein nicht bestreiten.

Ich will an dieser Stelle Gelegenheit nehmen, ausführlicher eine Gattung von Organen zu besprechen, die wahrscheinlich den Sinnesorganen zuzuzählen sind, deren Funktion aber mir gänzlich unklar ist. Ich habe sie oben als Gruben ohne Kegel bezeichnet, und ihr Vorkommen bei *Dytisciden* und ihren Larven erwähnt. Ganz besonders auffallend ist, dass diese Gruben bei Wasser- und Landinsekten in ganz der gleichen Weise vorkommen, und bestimmte Plätze mit besonderer Häufigkeit von ihnen eingenommen werden. Ausserdem ist zu bemerken, dass sie nur bei Käfern, Orthopteren und Neuropteren häufig sind; bei Hymenopteren und Schmetterlingen sah ich sie nicht, dagegen bei Raupen.

Da diese Organe bisher, soviel ich weiss, nicht beschrieben sind, habe ich in den Fig. 22—24 einige Formen derselben abgebildet.

Immer findet man das im übrigen gleichmässig dicke Chitin in der Gegend der Grube von aussen und innen her rasch sich verdünnend; an der Stelle, wo die Aussenfläche des Chitines sich zur eigentlichen Grube einsenkt, kommt ihr die Innenfläche entgegen, indem sie einen weiten cylindrischen Porenkanal bildet. Ueber den Boden der Grube, oder, was dasselbe sagen will, über den äusseren Abschluss des Porenkanals habe ich bis jetzt ganz klare Bilder nicht bekommen können. Sicher ist, dass die Gestalt des Grubenbodens sehr wechselt, dass sie nach aussen konkav, konvex oder eben sein kann, und zwar bei einem und demselben Tiere verschieden an zwei korrespondierenden Stellen. Auch die Form des Porenkanals wechselt sehr. Am seltensten trifft man den Grubenboden kuppelförmig gewölbt (Fig. 22), viel häufiger beobachtet man Organe von der Form der Fig. 24. Zutretende Nerven habe ich mit Sicherheit nicht erkennen können.

Diese Gruben stehen fast stets solitär, zuweilen 2—3 beisammen, nie in grösseren Gruppen vereinigt. Besonders häufig findet man sie an den Grundgliedern der Taster bei Käfern und deren

Larven, bei letzteren noch regelmässiger, und auf die ganzen Taster und Fühler spärlich verteilt. Ferner fand ich sie bei Neuropterenlarven und Schmetterlingsraupen an verschiedenen Stellen.

Aus der Art ihrer Verbreitung lässt sich, wie mir scheint, über ihre Bedeutung nichts erschliessen. Es ist mir nicht einmal ausgemacht, dass es sich um Sinnesorgane handelt; selbst der Nachweis zuführender Nerven würde daran nichts ändern, da auch etwaige drüsige Apparate mit Nerven versorgt sein könnten.

Für den Fall, dass die Gruben Sinnesorgane sein sollten, glaube ich doch nicht, dass man sie dem chemischen Sinne zuzählen dürfte, denn ihr Vorkommen ist nicht an die Orte chemischer Reizbarkeit geknüpft.

Ich glaube, nach den vorliegenden Daten ist es nicht möglich, über die wirkliche Funktion dieser Organe auch nur eine Hypothese aufzustellen.

Sehr auffallend und ebenfalls hierherzuzählen sind gewisse Gebilde, die sich an den Tastern vieler Käfer finden, und unzweifelhafte Uebergänge zu den eben beschriebenen „Gruben“ aufweisen. Es sind dies kugelige Ausstülpungen des Tasterinhalts, der Weichteile, in die dicke Chitinwand hinein (Fig. 9 c). Diese Gebilde wären mit jenen Gruben identisch, wenn von aussen eine Einstülpung der inneren entgegenkäme; statt dessen endigt die letztere blind in der Wand. In anderen Fällen besteht zwar eine Verbindung zwischen der inneren Einstülpung mit der Aussenfläche durch einen feinen Gang im Chitin, welcher nun wieder so weit werden kann, dass man den Übergang zu den eigentlichen Gruben erhält. Die Formen, welche einen ganz engen Gang aufweisen, und welche beispielsweise an den Grundgliedern der Taster von *Acilius* vorkommen, erinnern viel eher an Drüsen, als an Sinnesorgane.

In Fig. 18 habe ich durch Sternchen alle diejenigen Stellen der Mundteile der Dytiscus-Larve bezeichnet, an welchen ich die rätselhaften Gruben fand.

Versuche mit der Dytiscus-Larve.

Diese Tiere sind in hohem Grade von ihrem Gesichtssinne abhängig. Daneben scheinen Bewegungen des Wassers durch etwaige Beute zu deren Auffindung verwertet zu werden. Der Geschmack ist beim Aufsuchen der Nahrung völlig wertlos, er spielt seine Rolle erst, wenn die Beute schon ergriffen ist. Die Larve beisst, wenn sie einigermassen hungrig ist, in jeden vorgehaltenen Gegenstand, dessen Bewegung sie durch Gesicht und Gefühl wahrnimmt, ganz gleichviel, ob es ein Glasstab, ein Stück Filtrierpapier, Fleisch, oder eine andere Larve derselben Art ist. Zeigt der angebissene Gegenstand eine entschieden andere Konsistenz als ihre gewöhnliche Nahrung tierischen Ursprungs (z. B. Metall, Glas, Holz), so begnügt sie sich mit einmaligem Schnappen und lässt dann ab. Dagegen packt die Larve weiche Gegenstände, wie Filtrierpapierbälle mit ihren Zangen und lässt sie erst nach einigen Sekunden wieder los. Fleisch lässt sie unter normalen Umständen nicht wieder los, wenn sie gesättigt ist.

Während des Saugens wird der Dorn am ersten Gliede des Kiefertasters (Fig. 18 g, Fig. 21) von beiden Seiten in das Fleisch gedrückt, lebende Beute wird hiedurch fixiert. Die Spitzen der Fühler mit ihrem Dorne werden, wenn das Fleischstück gross genug ist, ebenfalls an dasselbe angedrückt. In diesem Eindrücken eines mit Sinnesorganen versehenen Teiles in die Nahrung glaube ich eine Analogie mit der Verwendung des inneren Kiefertasters beim Wasserkäfer (s. o. pg. 83) sehen zu dürfen. Hier wie dort dienen die betreffenden Organe wohl zugleich dem Geschmackssinn und dem Tasten. Tastende Bewegungen der Fühler und Taster wie beim Käfer habe ich nie bemerkt.

Wurden Fühler oder Taster entfernt, so wird immer noch wie gewöhnlich Fleisch angebissen, ebenso noch nach Verlust der Fühler und Kiefertaster. In letzterem Falle wird aber auffallend schnell das Fleischstück verlassen, etwa wie wenn das unverletzte Tier in geschmackloses Filtrierpapier gebissen hat. Dies würde für Schmeckvermögen der abgeschnittenen Teile sprechen. Die für genaue Prüfung des Geschmackssinnes so wertvolle Reaktion der Raubinsekten auf Fleischsaft kannte ich zur Zeit, als ich diese Versuche anstellte, noch nicht, und konnte seitdem leider frisches Material an Larven nicht erhalten.

Zwei auf die angegebene Weise operierte Larven, welche also von den Kopfanhängen nur noch die kleinen Lippentaster besassen, zeigten übereinstimmend einige merkwürdige Reaktionen. Wenn ich, während die Larven in flachem Wasser sich befanden (von diesem ganz überdeckt), auf ihren Kopf vorsichtig einen Tropfen starker Zuckerlösung fliessen liess, reagierten beide Tiere jedesmal durch eine kurzdauernde schlängelnde Bewegung des ganzen Körpers. Man könnte daran denken, dass diese Bewegung mit dem Einsaugen der süssen Flüssigkeit verknüpft sei, doch habe ich beim Aussaugen der Beute ähnliches nie gesehen. Es gelang zuweilen bis zwölfmal regelmässig hintereinander dieselbe Reaktion zu erzielen, so dass an Zufälligkeit nicht zu denken ist.

Nun liess ich in der gleichen Weise eine Lösung des „leichtlöslichen Saccharins" zufliessen, die ich so verdünnt hatte, dass sie für meinen Geschmack an Intensität der Süssigkeit jener Zuckerlösung etwa gleich war. Einen Tropfen dieser Lösung liess ich auf einen Tropfen Zuckerlösung folgen; er wirkte wie dieser, aber schon der zweite Tropfen bewirkte heftige Bewegungen des ganzen Tieres, welches zu entfliehen suchte. Bei vielfachen Wiederholungen der Versuche ergab sich stets dasselbe Resultat.

Wenn eine unverletzte Dytiscuslarve nicht allzusehr ausgehungert ist, lässt sie sich durch Saccharinlösung, welche über das angebissene Fleischstück hinfliesst, mit Sicherheit von diesem vertreiben. Die Existenz äusserer Schmeckorgane ist damit erwiesen, denn die Kieferzangen selbst sind so tief im Fleische vergraben, dass die Saccharinlösung nicht so rasch in die Mundhöhle durch die Kiefer hindurch gelangen kann.

Zuckerlösung hat diese Wirkung nie, Glycerin zuweilen, aber in weniger deutlicher Weise. Selbst Chininbisulfat und verdünnte Essigsäure wirken nicht so heftig wie Saccharin; Glycerin veranlasste zuweilen jene schlängelnden Bewegungen (wie der Zucker), nach 3—4 Tropfen bewegte sich das Tier aber jedesmal langsam weg.

Die Einwirkung der abstossenden Stoffe erfolgt übrigens, wie ich öfters bemerken konnte, nicht im Moment der Berührung des Reizstoffes mit den Tastern, sondern merklich später. Dies könnte vielleicht auf ein im Inneren der Mundhöhle liegendes Schmeckorgan hindeuten. Auch dass nach Resektion von Fühlern und Tastern Geschmacksreaktion, wenn auch abgeschwächt, erhalten bleibt (s. o.) liesse sich für diese Ansicht verwenden. Ich konnte jedoch bis jetzt kein solches inneres Schmeckorgan finden, und auch Gazagnaire hat dasselbe vergeblich gesucht. Ein äusseres Schmeckorgan in Fühlern und Tastern scheint mir sicher vorhanden zu sein, und zwar dürfte dieses wohl in den zarten Kegeln der Tasterspitzen und denjenigen des Dorns an der Fühlerspitze und am Kiefertaster seinen Sitz haben. Eigentliches Tasten mit den Tasterspitzen beobachtete ich nicht, und dieser Umstand, verbunden mit ihrem zarten Bau spricht entschieden für Schmeckthätigkeit. Von den ruderförmigen Haaren ist sicher keine chemische Sinnesthätigkeit zu erwarten.

Hydrophiliden.

Von diesen hier nicht häufigen Wasserkäfern stand mir nur **Hydrophilus** *(Hydrobius, Hydrous)* **caraboides** lebend zu Versuchen zu Gebote, zur anatomischen Untersuchung auch *Hydrophilus piceus* und eine grosse javanische Spezies. Zwischen den dreien bestanden nur geringe Unterschiede.

Was diese Wasserkäfer von den Schwimmkäfern *(Dytisciden)* auf den ersten Blick unterscheidet, ist der vollständige Nichtgebrauch der Fühler im Wasser. Man sieht dieselben gar nicht, da sie der Brustwand unten angelegt sind und sich hier in der Luftschicht befinden, welche der ganzen Unterfläche dieser Käfer anhaftet. Dagegen sind die Kiefertaster so lang, dass man sie für Fühler halten könnte. Nimmt man aber den Käfer aus dem Wasser, so kommen jetzt plötzlich die blattartig verbreiterten Fühler zum Vorschein, er benützt sie dann geradeso, wie ein Lamellicornier, bewegt sie lebhaft und streckt sie zuweilen wie witternd aus.

Die Erhaltung der Taster ist hier eine noch notwendigere Bedingung für die normale Existenz des Tieres, als bei *Dytiscus* und seinen Verwandten. Auch als mechanische Hilfsmittel bei der Nahrungsaufnahme werden sie hier wie dort verwendet, bei den *Hydrophiliden* in noch ausgeprägterer Weise. Nach E. Wasmann (s. das Citat oben pg. 82) ist *Hydrophilus piceus* ohne Taster nicht im stande zu fressen. Dasselbe beobachte ich bei *Hydrophilus caraboides.* Bei dem gänzlichen Mangel aller Tastorgane (die Fühler zählen ja hier nicht als solche), ist der Käfer nach Verlust der Taster nicht mehr befähigt die Gegenwart der Nahrung zu erkennen.

Übrigens ist *Hydrophilus caraboides* gegen Geschmacksreize nicht so empfindlich, wie die *Dytisciden*, er frass ruhig weiter, wenn seine Taster sich in chininhaltigem Wasser bewegten, wie es der Fall war, wenn ich von oben her Chininlösung auf seine kauenden Mundteile fliessen liess.

Mit dieser Unempfindlichkeit stimmt auch die verhältnismässig geringe Zahl von Sinnesorganen an den Tastern. Die Endglieder besitzen an meinen Präparaten eine flache Grube, aus welcher wenige blasse Kegel hervorragen. Ich habe die Vermutung, dass diese grubenartige Einsenkung Kunstprodukt ist, entstanden durch Einsinken der wahrscheinlich dünnchitinisierten Tasterendfläche, wie sich solche auch bei anderen Käfern *(Carabus)* beobachten lässt.

Die im Gegensatze zu *Dytiscus* ziemlich zahlreichen Haare sind charakteristisch gestaltet, indem sie, einem engen, etwas geneigten Porenkanal aufsitzend, sich über ihrer Basis sofort der Tasterspitze zukrümmen, und so dem Taster beinahe anliegen.

Am Lippentaster finden sich sehr lange Haare, in Gruppen zusammen stehend.

Ziemlich zahlreich finden sich bei *Hydrophiliden* Gruben, wie ich sie bei der *Dytiscus*-Larve näher beschrieben habe. Bei diesen Käfern kommen die verschiedensten Formen der Gruben vor, und namentlich auch solche, welche, von innen her in's Chitin eindringend, die Aussenfläche desselben nicht erreichen. Sie sind auch hier rätselhaft in ihrer Bedeutung.

Gelegentlich will ich erwähnen, dass ich in sämtlichen Tastern eines nur mit Alkohol behandelten *Hydrophilus caraboides* massenhafte kristalloide Körper fand, welche namentlich die grossen blasenförmigen Erweiterungen der Tracheen in bedeutender Zahl umgaben. Ihre Grösse ist 10—25 μ, ihre Gestalt zeigt die nebenstehende Skizze. Ähnliches habe ich bei keinem Insekt gesehen.

Die Fühler der *Hydrophiliden* sind entschieden nur für das Luftleben bestimmt; ihr Fehlen beeinträchtigt die Ausübung der normalen Funktionen im Wasser durchaus nicht. Die auf ihren sicht-

baren zahlreichen Sinnesorgane sind von Leydig (183) beschrieben. Die Fläche der verdickten Endglieder ist von dunklen feinen Chitinborsten dicht besetzt, welche eine Skulptur der Aussenfläche, keine Sinneshaare, darstellen. Sie lassen an vielen Stellen kreisrunde Lücken, deren Durchsichtigkeit sie von dem umgebenden dunklen Chitin deutlich abhebt. Diese Lücken sind es wohl, die Leydig Gruben nennt. Bei stärkerer Vergrösserung zeigt sich in ihnen ein in einer ganz flachen Vertiefung stehender blasser kurzer Kegel, wie ihn F. Ruland (271) beschrieben und abgebildet hat. Die Zahl der Kegel ist eine sehr grosse. Man wird in ihnen die spezifischen Organe eines nur an der Luft funktionierenden Sinnes sehen dürfen, welche den Kegeln auf den Fühlern anderer Käfer entsprechen, somit Riechorgane.

Ein Geschmacksorgan am Gaumen habe ich bis jetzt bei *Hydrophilus caraboides* nicht finden können. Zusammengehalten mit dem leicht zu findenden Schmeckorgane bei *Dytiscus* ist dieses negative Resultat sehr auffallend.

Landkäfer.

Entsprechend dem Grundgedanken meiner Arbeit, hauptsächlich die seither wenig untersuchten Wassertiere experimentell in Angriff zu nehmen, werde ich mich bei den Landkäfern kürzer fassen können als bei den Wasserkäfern, welche so reichlich Stoff zu Beobachtungen gaben. Auch sind wir über die Organe des chemischen Sinnes und die Äusserungen dieses Sinnes weit besser unterrichtet, als dies von den Wasserkäfern zu sagen ist, bei denen jede Kenntnis des Riech- und Schmeckvermögens bisher fehlte. Eine ganze Reihe von Forschern hat sich mit mehr oder weniger Glück der Erforschung dieser Sinnesthätigkeiten bei den genannten und den übrigen Landinsekten zugewandt. Als die wertvollsten und gelungensten Versuche dürften wohl hier wie auf den benachbarten Gebieten die Versuche von Forel zu bezeichnen sein, auf welche wir noch des öfteren zu sprechen kommen werden. Es kann nicht Aufgabe einer Arbeit wie der vorliegenden sein, historisch anzuführen, wie sich die Forscher bemühten, die schwierige Frage nach der Bedeutung der Fühler und Taster (welche mit der Frage nach dem Sitze von Geruch und Geschmack zusammenfällt) auf verschiedene Weise zu lösen. Ein kritisches Referat hierüber würde allein schon ein Buch füllen [1]). Nicht einmal die Namen aller jener Forscher kann ich hier aufführen, muss daher in dieser Hinsicht auf mein Litteraturverzeichnis verweisen, in welchem ich möglichste Vollständigkeit angestrebt habe. Neben der schon genannten von Forel sind es hauptsächlich Arbeiten von Graber, Perris, Leydig, Kräpelin, Hauser, Ruland, und vom Rath, welche hier besonders in Betracht kommen werden.

Ich beschränke mich demnach im Folgenden darauf, das mitzuteilen, was ich mir nach eigenen Untersuchungen und nach gewonnenem Überblick über die Litteratur als Ansicht bilden konnte, und erwähne fremde Arbeiten fast nur, wo ich gegen eine in ihnen vertretene Ansicht oder Angabe mich aussprechen muss. Vieles Irrtümliche in früheren Arbeiten, sowohl histiologischen wie experimentellen Inhaltes, ist längst durch neuere Arbeiten widerlegt.

Der Geschmacksorgane der Käfer gedenke ich weiter unten zusammen mit denjenigen aller Insekten überhaupt.

[1]) Ein vorzügliches kritisches Referat, das nach Möglichkeit kurz gefasst ist, und bis 1883 reicht, findet sich bei Kräpelin (161). Seit 1883 ist freilich die Litteratur über den Gegenstand wieder ganz bedeutend angewachsen.

Riechvermögen und Riechwerkzeuge der Käfer.

Trotz der vielen diesen Punkt betreffenden Arbeiten, welche vorliegen, herrscht unter den Autoren keine Einigkeit über den Sitz des Riechorganes der Käfer. Die einen verlegen dasselbe in die Fühler, andere in die Taster, andere an andere Stellen. Ich glaube, diese Uneinigkeit hat ihren guten objektiven Grund: Es giebt eben kein einheitliches Riechorgan für alle Insekten, welches überall denselben Sitz hätte. Wenn für eine Familie der Insekten der Sitz des Riechvermögens in den Fühlern nachgewiesen ist, so ist damit noch nicht gesagt, dass jene Sinnesthätigkeit bei einer zweiten Familie nicht in den Tastern lokalisiert sein könnte. Dies gilt auch für die Geschmacksorgane, über welche die verschiedensten Ansichten aufgestellt waren, indem der eine Autor sie an die Zungenspitze, der andere an die Zungenbasis, der dritte an den Epipharynx verlegte u. s. f. und jeder immer die Anschauung des Vorgängers befehdete. Die richtige Entscheidung hat hier Forel gegeben (106), indem er sagte, ihm scheinen alle diese Forscher recht zu haben in Beziehung auf diejenige Insektenfamilie, die sie speziell untersucht hatten. Alle jene Organe sind wirklich Geschmacksorgane, unrichtig war nur der Schluss früherer Autoren, dass bei allen Insektenfamilien die Geschmacksorgane immer an morphologisch gleichwertigen Stellen zu suchen sein müssten. Wir haben vor allem zu berücksichtigen, dass es unter den Wirbellosen nicht wie bei den Wirbeltieren einen morphologisch und entwicklungsgeschichtlich wohl charakterisierten Riechnerven und Schmecknerven giebt, dessen Endorgane ein für allemal diesen chemischen Sinnen dienen. Es steht dies mit meiner oben und in früheren Arbeiten entwickelten Anschauung von den Wechselsinnesorganen in so vollkommenem Einklang, dass ich hier nicht näher darauf zurückzukommen brauche. Auch wie sich meine Auffassung zu derjenigen Graber's verhält, habe ich schon oben zur Genüge erörtert.

Als erledigt und der Besprechung nicht mehr bedürfend, kann ich wohl die Anschauungen älterer Zeit betrachten, wonach das Riechvermögen sein Organ an den Tracheenmündungen, im Munde und Schlunde und an einer Stirnfalte oder den Halteren haben sollte. Auch ich habe nie einen Anhaltspunkt für jene Anschauungen finden können. Ernstlich in Frage kommen nur die Fühler und Taster. Ich möchte mein Ergebnis von vornherein dahin zusammenfassen, dass bei allen mit feinem Geruchssinne begabten Käfern und überhaupt Insekten der Sitz des diesem Sinne dienenden Organes die Fühler sind, dass aber zweifellos einzelnen Insektenfamilien, speziell auch einzelnen Käfern, Riechvermögen der Taster nicht fehlt.

Nicht alle Insekten, und auch nicht alle Käfer benötigen eines feinen Riechvermögens, und bei ihnen ist es dann auch wirklich nicht hoch entwickelt. Wie bei Dunkeltieren sich die Augen rückgebildet oder mangelhaft entwickelt haben, so die Riechorgane bei denjenigen Insekten, welche infolge ihrer natürlichen Lebensbedingungen nicht in die Lage kommen, ihren Geruchssinn viel zu verwerten und zu üben. Namentlich das Erkennen eines Gegenstandes (wie der Beute, des anderen Geschlechtes, eines Feindes) aus weiter Ferne ist bei den einzelnen Arten und Familien von sehr ungleicher Bedeutung. Einzelne verwenden dazu vorzugsweise den Gesichtssinn, andere aber den Geruchssinn; in entsprechendem Masse ist dann die Feinheit dieser Sinne entwickelt. Gerade auch unter den Käfern finden wir sehr grosse Unterschiede in dieser Richtung, was leicht zu begreifen ist, da wir unter diesen Insekten die verschiedensten Arten des Nahrungserwerbes vereinigt sehen, es giebt unter ihnen Räuber, Blumenbesucher, Blattfresser, Aasfresser u. s. w.

Ebenso mannigfaltig wie die Ernährungsweise und Lebensweise der Käfer ist nun die Gestaltung ihrer Fühler und der auf ihnen befindlichen Riechorgane.

Am meisten histiologisch untersucht sind die Lamellicornier. Auch zu Versuchen hat man sie vielfach benützt, da erstens bei einem Teile von ihnen Äusserungen des Riechvermögens unzweideutig feststehen, und zweitens weil hier die kurzen Fühler mit ihrer verhältnismässig ausserordentlich grossen Oberfläche zu Riechwerkzeugen besonders geeignet scheinen. In der That darf man auch sagen, dass bei den Lamellicorniern der Geruch sein Organ sicher in den Fühlern hat und sehr fein entwickelt ist. Hiefür spricht die ganz charakteristische Art, wie diese Käfer die Fühler bewegen, wenn ein Gegenstand von bestimmtem Geruche, selbst wenn er dem Tiere nicht sichtbar ist, diesem genähert wird. Der vorzugsweise erregende Geruch ist für jeden Käfer wieder ein anderer, je nach dessen Lebensweise; so wird *Geotrupes* durch Mist, *Cetonia* durch Honig, *Necrophorus* durch Aas erregt und angelockt. Für den letztgenannten Käfer hat nun schon Forel angegeben, dass die Äusserungen des Riechvermögens nach Resektion der Fühler gänzlich verschwinden. Ich kann dies nach vielfachen Versuchen bestätigen, ebenso für *Geotrupes* und *Cetonia*. Einem *Necrophorus* ohne Fühler kann man faules Fleisch ganz unmittelbar vor den Kopf hinlegen, ohne dass er irgendwie reagiert, während der unverletzte in derselben Lage keinen Augenblick zögert, sich auf die Beute zu stürzen. Sowie man dagegen die Mundteile berührt, beginnt auch der fühlerlose Käfer eifrigst zu fressen. Ebenso ist es bei *Cetonia aurata*. Auch lassen sich fühlerlose Käfer der genannten Arten beim Fressen viel weniger leicht durch auf sie einwirkende Gerüche von ätherischen Ölen etc. stören, als die unverletzten. Dagegen wirken stark reizende Stoffe (Aether, Benzol, Toluol, Rosmarinöl) auf obige Käfer wie auch auf fühlerlose Maikäfer deutlich reizend, wenn die riechende Substanz dem Kopfe auf 1 cm Abstand nahe gebracht wurde. Ein Ausweichen vor einem Tropfen jener Flüssigkeit auf grössere Entfernung findet nicht statt, erst unmittelbar vor demselben machen die der Fühler beraubten Käfer Halt.

Graber (181) glaubte bei *Lucanus cervus* nachgewiesen zu haben, dass Fühler und Taster für den Geruch ziemlich gleichwertig sind, und zwar in der Weise, dass er ätherische Öle einmal den Fühlern, das anderemal den Tastern nahe brachte, und die Zeit feststellte, binnen welcher sich Reaktion beobachten liess. Dazu ist zu bemerken, dass er die Riechstoffe wohl sehr nahe an die Fühler bezw. Taster gebracht haben muss, um von isolierter Reizung eines der beiden Teile sprechen zu können. Denn wenn der Riechstoff vom Kopfe des Tieres 1 cm entfernt war, war die Entfernung der Taster von den Fühlern zu gering, um gegen jene Entfernung noch in Betracht zu kommen, und es wurden beide Teile gereizt. War aber der Reizstoff den Fühlern ganz nahe gebracht, so fielen sicher auch noch die Taster in seinen Dunstkreis, und die Reizung war doch keine isolierte. Übrigens erhält man auch bei Käfern ohne Fühler und ohne Taster eine deutliche Unlustäusserung und Rückzug, wenn ein so starker Reizstoff sehr nahe (2 mm) an den Kopf gebracht wird. Ich glaube, dass hiebei die Geschmacksorgane an den Lippen und dem Gaumen gereizt werden. In dieser Hinsicht ist nicht ohne Interesse, dass bei Graber's Versuchen gerade derjenige Stoff, welcher allein im Wasser sich leicht löst, die verdünnte Buttersäure, am Munde entschieden stärker wirkt, als man nach ihrer Indifferenz gegen die Fühler erwarten sollte. Gleiches konnte ich bei Alkohol und Holzessig bemerken, und es ist nicht unmöglich, dass der Grund für diese Erscheinung in der leichteren Löslichkeit in der Mundflüssigkeit, gegenüber den ätherischen Ölen, zu suchen sei. Ich habe mit *Lucanus cervus* nicht experimentiert, glaube aber auf Grund der vorstehenden Erwägungen und meiner Versuche an anderen Lamellicorniern behaupten zu dürfen, dass die Angabe Graber's von der Gleichwertigkeit von Fühlern und Tastern für das Riechen irrtümlich ist. Vielmehr wird auch hier der Geruchssinn sein

Organ in den Fühlern haben, und die Taster werden nur geringen Anteil am Riechvermögen haben; sie werden bei den Lamellicorniern wie bei vielen anderen Insekten zum Beriechen aus nächster Nähe, verbunden mit Tasten, dienen können (Riechtasten).

Anatomisch habe ich bis jetzt nur die Maikäferfühler genauer untersucht, und im wesentlichen das bisher Bekannte bestätigen können. Wie O. vom Rath und Ruland richtig angeben, ist die Meinung Kräpelin's, dass in jeder der zahlreichen Fühlergruben ein Haar sich finde, irrtümlich. O. vom Rath beschreibt die Organe im wesentlichen richtig, bildet sie aber etwas unvollkommen und unnatürlich ab. Ruland stützt seine Behauptung, dass die Chitinhülle von Riechorganen stets durchbrochen sein müsse, ausgesprochenermassen auf seine Befunde bei Melolontha. Es ist somit wohl nicht überflüssig, wenn ich auf die Hautsinnesorgane gerade dieses Käfers etwas näher eingehe. Auch bin ich von meiner früheren Arbeit her (über „die niederen Sinne der Insekten", welche eine vorläufige Mitteilung eines Teiles dieser vorliegenden Arbeit darstellt), noch den Nachweis schuldig, inwiefern ich die Angaben der Autoren über durchbohrte Chitinkegel nicht anerkennen kann. Herr Rawitz, welcher über jene Arbeit in der „naturwissenschaftlichen Rundschau" referiert hat, wird alsdann die Möglichkeit haben, „die Grenze zu erkennen, wo die Erfahrung aufhört und die Spekulation beginnt, und ob die Ansichten des Verfassers auch immer aus den Thatsachen abzulesen sind."

Ich finde an den Maikäferfühlern in der Hauptsache 4 Arten von Sinnesorganen (Fig. 106), zwischen welchen jedoch teilweise Übergänge bestehen. Es sind dies:

1) Kuppelförmige Organe. Von diesen finden sich verschiedene Grössen, welche bis um das dreifache im Durchmesser sich unterscheiden. In einer steilwandigen, tiefen Grube steht eine zartkontourierte Kuppel, die oben abgeflacht ist, und zuweilen bis nahe an den Grubenrand heraufreicht. Anstatt näherer Beschreibung diene die Fig. 106. a, e. Der zugehörige Porenkanal besitzt meist einen bedeutend geringeren Durchmesser als die Kuppel. Der Inhalt von Kuppel und Kanal färbt sich mit Hämatoxylin, stärker noch mit Nigrosin, und lässt namentlich bei ersterer Färbung zuweilen deutlich einen dunkleren zentralen Strang erkennen, der an der Oberfläche der Kuppel sich flächenhaft ausbreitet, wie dies Ruland richtig abgebildet hat. Diese Organe sind weitaus die zahlreichsten am Maikäferfühler. Viel seltener finden sich die

2) schüsselförmigen Organe, bestehend aus einer flachen Kuppel, auf welcher eine aus Chitin gebildete Schüssel aufsitzt, wie dies Fig. 106 b zeigt. Dies seltsame Gebilde wird verständlicher, wenn man die bisher nicht bekannten, aber recht zahlreichen Übergangsformen zwischen 1) und 2) berücksichtigt, welche einen nahen Zusammenhang zwischen beiden erkennen lassen. Diese habe ich in Fig. 106 f und Fig. 106 g abgebildet, sie sind wohl ohne Erklärung verständlich, und bilden die Mittelglieder zwischen den Kuppeln einerseits, den Schüsseln andererseits.

3) Haare in Gruben, auf einer ganz flach gewölbten dünnwandigen Kuppel stehend (Fig. 106 c). An Zahl stehen sie zwischen 1) und 2). Die Länge des Haares ist 1 μ, die Dicke 0,1 μ, seine Farbe an Hämatoxylinpräparaten blassbläulich. Bei 1000facher Vergrösserung und Verwendung einer guten Immersionslinse war es mir nicht möglich, zu erkennen, ob das Haar hohl und mit plasmatischem Inhalte erfüllt, oder homogen ist. Ich bezweifle auch die Möglichkeit einer solchen Erkenntnis mit den jetzigen Hilfsmitteln, denn eine doppeltkontourierte Wandung kann hier allzu leicht durch die Lichtbrechungsverhältnisse im Chitin vorgetäuscht werden. Deshalb halte ich es auch für unmöglich, zu erkennen, ob das Haar nach der von Ruland verwendeten Methode des Kochens mit Kalilauge noch mit Inhalt erfüllt oder hohl ist. Auch massive Chitinhaare werden durch Kalilauge so durchsichtig, dass sie leicht zu dem Glauben veranlassen können, sie hätten einen vorher vor-

handenen Inhalt jetzt verloren. Sind aber, was ja nicht unmöglich ist, die Haare wirklich hohl, so hat Ruland jedenfalls diese Thatsache und die weitere der Durchbohrung an der Spitze nicht, wie er meint, damit bewiesen, dass er nach Kochen mit Kali an der Haarspitze zuweilen etwas fand, was ihm als ausgetretener Inhalt erschien. Erstens konnte diese fragliche Masse sehr leicht ein zufällig hängen gebliebenes Teilchen sein, wie sie in Kalipräparaten nie fehlen. Diese Teilchen können hineingefallene Verunreinigungen sein, oder losgelöste Teilchen des Präparates selbst. Die sorgfältigste Reinigung kann solche Partikelchen nicht entfernen. Zweitens aber hätte, wenn diese Masse an der Haarspitze ausgetretenen plasmatischen Inhalt darstellen sollte, dieselbe doch wohl vom Kali aufgelöst werden müssen, warum geschah das nicht? Drittens, selbst zugegeben, dass jenes Klümpchen organischer Natur und ausgetretener Haarinhalt war, ist damit noch lange nicht erwiesen, dass das Haar vor dem Kochen schon eine Öffnung hatte. Dieselbe konnte auch durch das Kochen erst entstanden sein, indem der innere Überdruck die Membran sprengte, oder die Lauge sie auflöste. Es hat ja niemand bewiesen, dass alle Formen des Chitins widerstandsfähig gegen Kali sind; sicher sind nicht alle Chitinteile im gleichen Masse dagegen resistent, ebenso wie gegen Salpetersäure. Und viertens muss ich hier auf das zurückkommen, was ich schon oben bemerkt habe: es ist unrichtig, die Chitindecke der Insekten wie ein Futteral zu betrachten, in dem das Tier drin steckt, und welches stellenweise Löcher offen lässt; vielmehr ist sie die äusserste Schicht des Tierkörpers und gehört mit zum lebendigen Verbande desselben; das Chitin ist demnach auch nicht vom Zellkörper zu trennen, ohne dass einer von beiden Teilen Reste am anderen Teile hängen lässt. Wenn man sich dies gegenwärtig hält, wird man nicht versucht sein, das zarte Chitinhäutchen auf Kegeln und Porenplatten als eine impermeable Wand zu betrachten. Es giebt übrigens eine Menge von Beispielen, welche beweisen, dass so dünne Membranen, auch wenn sie völlig homogen erscheinen, doch permeabel für allerlei chemische Austauschungsprozesse sind. Als das schlagendste Beispiel lassen sich die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere anführen, welche eine deutlich nachweisbare Membran besitzen, die natürlich auch nur die äusserste Schicht des Zellleibes darstellt; trotzdem vollzieht sich der Prozess des Sauerstoff- und Kohlensäureaustausches in der äusserst kurzen Zeit, während welcher die Blutkörperchen in den Lungenkapillaren verweilen. Auch die Pflanzenzellen, besonders der Algen, die Glomeruli der Niere und viele andere Beispiele lassen sich hier ins Feld führen.[1]) Ruland behauptet nun allerdings nicht, dass das Riechen durch eine Membran nicht möglich sein könne, sondern er ist zu seinem Resultate, dass Riechorgane freiliegen müssen, *a posteriori* gekommen, indem er sie wirklich in vielen Fällen durchbohrt gefunden zu haben glaubt. „Nachdem ich mich aber überzeugt, dass Durchbohrungen sich selbst bei den zartesten Härchen, bei denen ich es kaum für möglich gehalten, nachweisen lassen (*Melolontha* etc.), halte ich mich zu dem Schlusse berechtigt, dass nur solche Haargebilde wirklich als chemisch percipierende Organe aufgefasst werden können, die an der Spitze durchbohrt sind. Dass dies jedoch nur eine theoretische Entscheidung, die praktisch mancherlei Schwierigkeiten bietet, wurde bereits oben hervorgehoben.“ (l. c. pg. 606.)

Kräpelin (161) hält einen Teil der Haargebilde (z. B. bei Krebsen, Kegel von Vespa, Formica etc.) ebenfalls für durchbohrt, und auch vom Rath (255) schliesst sich ihm an, hält aber auch die Riechfunktion nicht durchbohrter Platten, wie der Porenplatten der Hymenopteren für mög-

---

[1]) Geht doch auch die Wachsabscheidung bei Insekten durch die Chitinwand der sog. Wachshaare hindurch von statten. Vergleiche P. Mayer, Zur Kenntnis von Coccus cacti. Mitteil. der Zool. Stat. Neapel. Bd. 10.

lich. Noch früher hatten Leydig (185) und Hauser (132) für die Geruchsorgane, Will (330) für die Geschmacksorgane durchbohrte Chitindecke gefordert und angenommen.

Forel (106) ist der erste, der die Überlegungen, welche jene Autoren zu ihren Behauptungen geführt hatten, mit Bestimmtheit als irrtümlich zurückwies. Ich selbst habe, wie ich schon früher (216 pg. 24) ausgeführt habe, weder die aprioristischen Beweisgründe jener Autoren anerkennen können, noch jemals einen Anhaltspunkt für die thatsächliche Existenz von Löchern in der Chitindecke finden können, wohl aber manches, was dagegen spricht. Und in zahlreichen Fällen habe ich unter dem Mikroskop mit Bestimmtheit die verschliessende Membran sehen können.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zu den Fühlern des Maikäfers. Als 4.) habe ich eine Form von Sinnesorganen zu erwähnen, die mir auf zahlreichen Schnitten nur ganz vereinzelt begegnet ist, und eben durch diese Seltenheit ein gewisses Interesse beansprucht. Es ist ein typischer Grubenkegel, welcher sich von den gekrümmten Grubenhaaren merklich unterscheidet. Er erhebt sich nicht auf einer flachen Kuppel wie diese, sondern der Boden der Grube geht allmählich in den Kegel über (Fig. 106 d). Das Chitin ist am Grubenboden ziemlich dick, am Kegel selbst dünn. An der Übergangszelle zwischen beiden zeigt sich eine ringförmige Zone durch das Hämatoxylin intensiv gefärbt, wie dies bei manchen anderen Kegeln der Fall ist, vergl. z. B. Sirex Fig. 109, Cryptus Fig. 114, 115, Vespa Fig. 110, Polistes Fig. 111. Die Bedeutung eines solchen stark färbbaren Ringes ist noch ganz dunkel, ebenso warum er bei einzelnen Geruchskegeln vorkommt, bei anderen (z. B. bei einzelnen Schmetterlingen) fehlt.

Diese Organform scheint bei *Melolontha* bis jetzt nicht beobachtet gewesen zu sein; Ruland spricht allerdings von geraden und gekrümmten Kegeln, scheint aber diese Form nicht gesehen zu haben, da er sich sonst nicht mit den krummen Grubenhaaren zusammengeworfen hätte.

Was die Deutung aller dieser Organe beim Maikäfer angeht, so kann man wegen der erheblichen Verschiedenheiten bezweifeln, ob sie alle derselben Funktion dienen. Die Kuppeln (a) und die seltenen Grubenkegel (d) entsprechen den Bedingungen, welche man an ein Riechorgan der Insekten zu stellen sich gewöhnt hat, völlig. Bei den Schüsseln und Grubenhaaren kann man eher im Zweifel sein, namentlich, da es nicht feststeht, dass die Haare hohl sind. Gehörsfunktion glaube ich bei allen Formen ausschliessen zu können. Die Schüsseln dürften wohl in der Funktion sich nicht weit von den Kuppeln entfernen, da sich morphologisch Übergänge zwischen ihnen finden. Die Kuppeln erinnern stark an die „Porenplatten“ (oder „Spalten“) mancher Hymenopteren, bes. der Schlupf- und Gallwespen. Sie jedoch mit diesen funktionell zu identifizieren, macht Schwierigkeiten, da es nicht abzusehen ist, wie der Maikäfer, der durchaus kein Zeichen von feinem Riechvermögen giebt, zu so zahlreichen Riechorganen kommen sollte [1]). Hauser schätzt sie beim ♂ auf 39 000, beim ♀ auf 35 000 an jedem Fühler. Den Verwandten des Maikäfers, *Necrophorus*, *Geotrupes*, *Cetonia*, welche offenbar ein entwickelteres Riechvermögen haben, fehlen die Kuppeln gänzlich, dafür besitzen diese zahlreiche Haare und Kegel. Ich würde nun durchaus keine Schwierigkeit darin sehen, wenn sich Gründe ergeben sollten, beim Maikäfer die Kuppeln, bei andern Lamellicorniern Kegel, bei dritten Haare als Riechwerkzeuge zu bezeichnen. Selbst die Annahme scheint mir nicht gezwungen, dass bei einem und demselben Tiere, dem Maikäfer, so verschiedene Organe, wie die Kuppeln, Schüsseln, Haare und Kegel, dem gleichen Sinne, dem Geruche, zugeteilt würden. Man könnte, wie dies auch vom Rath

[1]) Dem Ausspruche von H. J. Kolb (Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893, pg. 177) möchte ich auch nicht anschliessen, welcher lautet: „Vielleicht liegt aber gerade den Maikäfern daran, die Reinheit und Milde der Luft zu erforschen, wenn es ihnen beliebt, bei Sonnenuntergang die Kronen der Bäume zu umschwärmen.“

(255) betont, denken, die verschiedenen Organformen teilten sich, infolge spezifischer Anpassung, in die Perception der verschiedenen Geruchsarten. Aber dies ist wohl nicht unbedingt nötig; wenn man die Antennalorgane, überhaupt die Hautsinnesorgane einer grösseren Reihe von Insekten durchgemustert hat, ist man überrascht von der Fülle der Formen, unter welchen sich diese Sinnesorgane, alle zurückführbar auf einen Grundtypus, uns darstellen. Die Natur hat hier eine so mannigfaltige und formenreiche Gestaltungskraft enfaltet, wie wir sie bei den entsprechenden Organen anderer Tierreihen nicht finden. Wie monoton erscheinen die Sinnesepithelien in der Haut der Würmer, Mollusken und Echinodermen, allenfalls, wenn sie hoch entwickelt sind, zu Knospen zusammengeordnet, gegen die zierlichen, jeder Art eigentümlichen chitinisierten Nervenendorgane der Insekten. Man kann entfernt nicht daran denken, die Verschiedenheiten in der Formgebung, welche sich hier zwischen den Sinnesorganen der einzelnen Arten und Familien bekunden, auf Anpassung und Zweckmässigkeit für die Lebensweise der einzelnen Art zurückzuführen. Noch vielfach im Laufe dieser Schilderung werden wir Sinnesapparaten begegnen, die eine geradezu architektonische Ausgestaltung darbieten, ohne dass man einen Modus ausfindig machen könnte, diese Gestaltung mechanistisch oder nach dem Zweckmässigkeitsprinzip zu erklären. Schon unter dem bisher Beschriebenen giebt es vielfach Beispiele für dies Spielen der Natur mit der Form der Sinneswerkzeuge in der Klasse der Insekten. Wer wird z. B. daran denken, die zierlich modellierten Becherhaare der Dytiscus-Larve (s. o. pg. 85) könnten diesem Tiere ein Übergewicht über andere im Kampfe ums Dasein geben, weil jene schlichte, glatte Haare ohne solche Verzierungen besitzen. An geschlechtliche Auswahl ist hier bei der Larve auch nicht zu denken. Ähnliche Fälle werden im folgenden noch mehrfach sich bemerklich machen.

Gerade auch die unter Nro. 4) aufgeführten, so ganz spärlichen Grubenkegel des Maikäfers dürften hieher gehören. Ich glaube nicht, dass man in diesen so vereinzelten Exemplaren jener Form die Vermittler einer eigenartigen Sinnesempfindung sehen darf, dass also eine spezifische Verschiedenheit zwischen den Grubenkegeln einerseits und den Grubenhaaren und Kuppeln andererseits besteht. Eher möchte ich darin eine Abirrung in der Entwicklung jener Organe, vielleicht ein atavistisches Zurück- oder Hinüberschlagen auf die Organe anderer Insekten sehen, welche mit dem Maikäfer phylogenetisch zusammenhängen. Das Beispiel steht nicht vereinzelt. In Fig. 10 meiner Arbeit über „die niederen Sinne der Insekten" habe ich neben die gewöhnliche Form der Sinneskegel von *Polistes* eine andere gestellt, welche ich bei diesem Tiere, auf vielen Schnitten durch die Fühler, nur ein einzigesmal gesehen habe. Bei den Tastzäpfchen am Ende der Dytiscus-Taster wies ich schon darauf hin, dass zuweilen einzelne derselben zu viel grösseren, derberen Kegeln auswachsen können, welche die Funktion der übrigen eher stören als befördern. In Fig. 10 und 11 habe ich zwei Sinnesorgane neben einander gestellt, welche bei einem Exemplare von *Dytiscus* als entsprechende Gebilde auf den beiden Tastern standen und morphologisch durchaus verschieden sind. Fig. 11 ist jedenfalls eine Abirrungsbildung.

Eine solche Abirrung in der Organbildung wird um so leichter in einer Tierreihe vorkommen können, je grösser der Formenreichtum ist, welchen diese Reihe in der Gestaltung eines bestimmten Organsystems aufweist.

Über die übrigen Käferfamilien will ich kurz hinweggehen, da sie nichts neues für unsere Frage bieten. Ihre Sinnesorgane an den Fühlern bestehen sehr häufig in zahlreichen Haaren, daneben blasse Kegel, in Gruben oder auf der Fläche stehend, oft auf blassen Kuppeln postiert (Fig. 107), zuweilen eher als Haare, denn als Kegel zu bezeichnen. Der Hauptunterschied zwischen gewöhnlichen Fühlhaaren und den Riechhaaren und Kegeln ist immer das gelbbraune Chitin der ersteren, gegenüber dem blassen, fast glashellen der letzteren.

Experimente geben bei Käfern sehr wechselnde Resultate in den einzelnen Familien, wie denn auch die Ausbildung der Riechorgane eine sehr ungleiche ist, und die einzelnen Arten sich je nach ihrer Lebensweise ungleich viel vom Geruchssinne leiten lassen. Carabiden gaben mir, wie den früheren Untersuchern, widersprechende Resultate; sie lassen sich, wie alle echten Raubinsekten, wenig vom Geruchssinne leiten. Die chemische Reizbarkeit ist auf Fühler und Taster fast gleich verteilt. Staphyliniden haben feines Riechvermögen, ich fand es, wie Hauser, auf den Fühler lokalisiert. Curculioniden sind sehr empfindlich gegen Gerüche, Fühler und Taster scheinen sich in die Funktion zu teilen. Von den Longicorniern haben die auf Blumen häufig gefundenen Arten, wie *Strangalia*, *Toxotus* einen gut entwickelten Geruchssinn, der in Fühlern und Tastern sitzt. Andere wie *Astynomus aedilis* und *Lamia textor* scheinen ganz vorzugsweise mit den Tastern zu riechen. Auffallend waren mir meine Ergebnisse an *Astynomus*, nachdem Perris (233) gerade von diesem Käfer berichtet hatte, dass seine ausserordentlich langen Fühler sehr empfindlich gegen Gerüche seien. Perris giebt an, dass der Käfer auf Annäherung der Reizstoffe an den Kopf nicht reagierte, während man der Fühlerspitze nur auf 1 cm nahe zu kommen brauchte, um Bewegungen hervorzurufen. Ich fand direkt das Gegenteil, obgleich ich meine Versuche ganz in der von Perris beschriebenen Weise einrichtete und auch mannigfach abänderte. Es gelang oft, ein weites Reagensglas, dessen Boden mit Äther, Nelkenöl oder Terpentinöl bedeckt war, so über einen Fühler zu schieben, dass dieser, ohne berührt zu werden, zu $^2/_3$ in der riechstoffgeschwängerten Luft sich befand; trotzdem keine Spur von Reaktion! Näherte man aber die Mündung des Gläschens von unten her dem Kopfe des Bockkäfers, so trat sofort Unruhe ein, welche sich allerdings immer zuerst in Bewegung der Fühler äusserte.

Ich überzog einem *Astynomus* Kopf und Mundteile mit Paraffin, und versuchte ihn nun am anderen Tage zu reizen. Obgleich für mechanische Reize beinahe normale Empfindlichkeit bestand, blieben alle chemischen Reize wirkungslos! Man konnte denken, durch die Verhüllung des Kopfes wäre das Tier so schwer geschädigt, dass sein Zustand als krankhaft zu bezeichnen wäre, wobei man sich über das Ausbleiben der Reaktion nicht wundern dürfte. Allein sobald durch Ablösen des Paraffins Taster und Mundteile wieder frei waren, reagierte der Käfer auf Gerüche wieder höchst lebhaft. Also sass der Geruch sicherlich nicht in den Fühlern, sondern am Munde, wahrscheinlich in den Tastern.

Von einigem Interesse sind die Befunde bei *Lampyris splendidula*. Bei dem Weibchen, welches ich experimentell allein untersucht habe, hebt Entfernung der Fühler das Geruchsvermögen fast völlig auf. Betrachtet man nun die Fühler unter dem Mikroskop, so ergiebt sich, dass die Sinnesorgane an demselben viel mehr an eine Käferlarve als einen Käfer erinnern. Dies betrifft aber nicht allein das auch im übrigen Baue larvenähnliche Weibchen, sondern auch das geflügelte Männchen. Zunächst sind, was bei Käfern sonst nicht vorkommt, die spezifischen Endorgane (nicht aber die Fühlhaare) auf die Fühlerspitze beschränkt; sie sind ferner, ganz wie bei Schmetterlingsraupen, von langen starren Schutzhaaren überragt und durch dieselben gegen jede mechanische Schädigung geschützt. Ferner erinnert die Form der einzelnen Organe, welche sich besser abbilden als beschreiben lässt, durchaus an die

Sinnesorgane der Larven. Man vergleiche die Fühlerspitze von *Lampyris* in Fig. 33 mit derjenigen der Larve von *Silpha* (Fig. 31). Die Sinnesorgane sind in beiden Fällen glashell, und sehen äusserst zart aus; sie haben zum Teil konische Form, zum Teil die einer Kuppel mit aufsitzendem Zapfen.

Die Taster der Käfer bedürfen einer kurzen gesonderten Besprechung. Sie lehnen sich an die oben beschriebenen Taster von *Dytiscus* in mehrfacher Beziehung an. Nie fehlt auf dem Endgliede eine Gruppe von Kegeln oder Zapfen. Die Endfläche, auf welcher sie stehen, ist meist von weicher Beschaffenheit, dabei durchsichtig und blass, oft ganz farblos und glashell. Die Kegel, welche von einem halben Dutzend bis zu mehreren Hunderten an Zahl (*Carabus*) betragen können, sind entweder auch farblos, oder häufiger gelblich gefärbt, meist mit einer überall gleichmässigen, ziemlich dünnen, aber doch deutlich sichtbaren Membran überzogen. Die Weichheit der Endfläche, welche die Kegel trägt, bedingt es, dass man bei nicht ganz schonend behandelten Präparaten sie statt convex concav, muldenartig eingesunken findet (bei *Carabus*, *Staphylinus*, *Strangalia*.) Diese Weichheit der Endfläche ist gewiss nicht ohne Bedeutung; wahrscheinlich passt die z. B. bei *Carabus* verhältnismässig grosse Endfläche sich den Unebenheiten des Objektes, welches betastet wird, so leichter an, und die Kegelchen berühren dasselbe ausgiebiger. Nicht unmöglich ist auch, dass die Endfläche aktiv, durch Muskelzug, concav gemacht werden kann. Die Tasterspitzen sind der hauptsächlichste Tastapparat des Tieres und werden von diesem in ausgiebigster Weise benützt, wie ich schon oben gegen Plateau hervorhob. Die Zahl der Nervenendorgane der Tasterspitze ist oft erstaunlich gross, und der in den Taster tretende Nerv entsprechend dick. Die Sinnesorgane oberhalb des Endgliedes erhalten nur kleine unbedeutende Ästchen, weitaus die Hauptmasse des Nerven geht zur Tasterendfläche. Ich halte diese Endfläche auch für den Sitz des Geruches, wo ein solcher in den Tastern nachweisbar ist. Vollständig wird das Riechvermögen der Taster wohl keinem Käfer fehlen, ist aber, wie mir scheint, immer nur nach der Seite des „Riechtastens“ (vergl. 216 pg. 26) oder des „odorat au contact“ (Forel) entwickelt, d. h. es werden nur aus allernächster Nähe Gegenstände berochen, und deren Düfte können dann relativ geringe Intensität haben, da sie auf so sehr kleine Entfernungen (oft Bruchteile eines Millimeters) zu wirken haben. Gerade weil die Gerüche so schwach sein dürfen, ohne doch für das Tier unwirksam zu sein, können sie sich unserem menschlichen Geruchssinne leicht entziehen, und wir beziehen die betreffenden Wahrnehmungen, welche das Tier macht, gern auf andere Sinne als auf den Geruch. Um auf Entfernung selbst von nur 1 cm die Riechorgane der Taster zu erregen, müssen die Gerüche schon recht intensiv sein, so etwa, wie sie ein Tröpfchen ätherischen Öles erzeugt.

Versuche dieser Art sind natürlich, wenn kritiklos ausgeführt, wertlos für Lokalisation des Riechvermögens; mit welcher Vorsicht man die Resultate zu beurteilen hat, habe ich oben im allgemeinen Teile auseinander gesetzt.

Vielleicht dienen in nicht seltenen Fällen die Taster dem Geschmackssinne ebenfalls, doch ist dies nicht erwiesen. Dass Essigsäure etc. die Tasterspitzen reize, zähle ich nicht hieher, da einmalige Berührung mit diesem und ähnlichen Stoffen schon die Sinnesorgane schädigen kann. Ich habe aber regelmässig bemerkt, dass *Cetonia aurata* beim Honiglecken andauernd das eine Tasterpaar in den Honigtropfen eintaucht, vielleicht weil damit sich eine Geschmacksempfindung verbindet. Ebenso macht es u. a. *Staphylinus caesareus*, welcher mit den Tastern im Blute seiner Beute wühlt. Sicherheit in dieser Frage dürfte schwer zu gewinnen sein.

Ausser an den Tasterendflächen finden sich noch Sinnesorgane auf allen Tastergliedern, und zwar entweder Haare oder massive Grubenkegel, letztere z. B. bei *Necrophorus vespillo* in typischer Ausbildung und grosser Zahl.

Sodann sind, wie ich oben bei der Dytiscuslarve (pg. 85) erwähnte, die Käfertaster ein Fundort für jene rätselhaften „Gruben ohne Kegel“, welche bei Wasser- und Landinsekten in gleicher Weise vorkommen. Sie stehen hier, besonders am ersten Tastergliede, oft zu 8—10 zusammen. Fig. 9 giebt eine Vorstellung von dem Aussehen einer solchen Organgruppe, während die Einzelheiten bei der Dytiscuslarve zu finden sind.

Hymenoptera.

Von dieser Ordnung der Insekten sind wir in der glücklichen Lage, mit Bestimmtheit sagen zu können: es ist zweifellos, dass die Fühler der alleinige Sitz des feinentwickelten Geruchssinnes sind. Ich glaube, auch über die Schmeckwerkzeuge, welche an mehreren Stellen zerstreut sind, kann ein Zweifel nicht mehr bestehen. Eine grosse Streitfrage knüpft sich jedoch auch an die Hymenopterenriechorgane; wir wissen zwar, dass diese durch die Fühler repräsentiert werden, aber auf den Fühlern finden wir so verschiedenerlei Hautsinnesorgane, dass es grosse Schwierigkeit macht, in befriedigender Weise die Frage zu entscheiden, welche von diesen dem Geruchssinne zuzuteilen sind, und welche nicht.

Ich bespreche zunächst nur die Riechorgane, später die Schmeckorgane im Zusammenhange.

Die Blattwespen.

Von diesen untersuchte ich *Tenthredo atra*, *T.* (*Perineura*) *scalaris*, *Allantus notus*, und *Cimbex* (*Abia*) *sericea*.

Die Angaben in der Litteratur sind spärlich. Hauser l. c. pg. 394 schreibt: „Ausschliesslich Kegel und niemals Geruchsgruben begegnete ich bei den *Tenthredinidae*.“ — — „*Lyda* trägt auf den letzten Gliedern je etwa 100 Kegel“. „Stellt man bei der Untersuchung das Mikroskop nicht auf verschiedene Ebenen ein, so kann man leicht in den Irrtum verfallen, die Gelenkgruben der bei den Blattwespen so zahlreich vorhandenen Tastborsten für Grubenöffnungen zu halten. Lespès und Erichson behaupten zwar auch von den *Tenthredinidae*, dass sie Geruchsgruben besitzen, allein ich konnte mich durch meine Untersuchungen nicht davon überzeugen.“ Bei einer *Tenthredo* fand Hauser 1 200 Kegel, bei *Lyda* 600. Hauser meint, die Pflanzenfresser unter den Wespen, also die Blattwespen und Holzwespen, bedürften nicht eines besonders feinen Geruches, und findet auch ihr Geruchsorgan relativ schwach entwickelt, was sich im Fehlen aller Gruben äussere. Jourdan (153a) sagt pg. 190: „Die pflanzenfressenden Hymenopteren wie die Blattwespen besitzen weder Riechgruben noch Riechkegel.“

Von den hier genannten Angaben der 4 Forscher Hauser, Lespès, Erichson, Jourdan sind nach meinen Untersuchungen an obigen Arten nur die von Hauser richtig. Wie Jourdan zu seiner Behauptung kommt, weiss ich nicht, jedenfalls ist sie in ihrer Allgemeinheit nicht richtig, und offenbar nicht auf eigene Untersuchungen, sondern, wie es scheint, auf Missverstehen der Hauser'schen Arbeit begründet.

Die Fühler von *Cimbex sericea* ♂ tragen auf dünnem Stiele eine aus den 3 Endgliedern gebildete Keule. Stiel wie Keule tragen zahlreiche gewöhnliche Fühlhaare. Schon auf dem drittletzten Gliede finden sich einige Kegel, und auf den zwei letzten Gliedern sitzen solche in Menge. Sie sind klein und spitzig, mässig dünnwandig, und sitzen einer kugelförmigen Erweiterung des Porenkanales

auf, welche das Chitin ein wenig kuppelförmig über die Fühlerfläche vorwölbt. Fig. 25 zeigt einen solchen Kegel von einem Fühlerlängsschnitt. Ganz ähnliche Kegel in noch viel grösserer Zahl fand ich bei *Allantus notus*, weit spärlicher bei *Tenthredo atra*, wo sie stets nur die eine Seite des Fühlers einnehmen und wie bei *Cimbex* und der Holzwespe *Sirex* stark gegen die Fühlerspitze geneigt stehen. Bei *Perineura (Tenthredo) scalaris* ♀ gelang es mir nicht, die übrigens wohl auch hier nicht ganz fehlenden Kegel am unzerschnittenen Fühler zu sehen, Schnitte habe ich nicht angefertigt.

Die Holzwespen.

Von diesen ist *Sirex gigas* von Hauser und Kräpelin untersucht worden, und auch ich hielt mich an dieses Tier, das ein wahres Musterobjekt für Untersuchung der Fühler darstellt.

Sirex besitzt, wie ich, mit Hauser und Kräpelin in Übereinstimmung, fand, zahlreiche Kegel, über welche ich einiges Nähere angeben kann, und welche ich in den Fig. 26 und 109 abbilde.

Hauser schreibt (pg. 394): „*Sirex* hat auf der Unterseite der neun letzten Glieder eines jeden Fühlers eine Gruppe von 200—300 kleinen Kegeln, welche genau denen der *Vespa crabro L.* gleichen."

Kräpelin bildet einen Grubenkegel von *Sirex gigas* ab, aber so, dass ich ihn darin nicht recht wiederzuerkennen vermöchte. Er schreibt (pg. 43): „Von anderen Hymenopterengruppen zeigen die Kegel von *Sirex* (Fig. 28) in ihrem Bau auffallende Ähnlichkeit mit denen mancher Käfer."

Die Kegel von *Sirex* bilden eine Zwischenstufe zwischen flächenständigen und Gruben-Kegeln, indem sie in flachen Gruben stehen, aus welchen sie ein wenig herausragen. Fig. 102 zeigt, wie sich die Kegel auf dem Fühlerquerschnitt verteilen. Die zahlreichen Kegel zu beiden Seiten des Querschnittes sind stumpfe, von der Form der Fig. 109 a, die nach oben gelegene spitzige (Fig. 109 b). Letztere stehen in viel flacheren Gruben als erstere, und sind, wohl im Zusammenhange damit, derber gebaut. Beide Kegelformen sind, wie ein Längsschnitt (Fig 26) zeigt, gegen die Fühlerspitze geneigt. Auffallend ist bei diesen Kegeln, wie bei denen mancher anderer Hymenopteren, die starke Färbbarkeit einzelner Chitinteile, wie solche am besten durch die Zeichnungen illustriert wird.

Bei den spitzigen Kegeln ist so deutlich, wie ich es bei keinem anderen Objekte wiedergefunden habe, der scharf kontourierte, durch Hämatoxylinfärbung besonders hervortretende, Zentralstrang im Porenkanal und bis in den Kegel hinein sichtbar (Fig. 109). Von Interesse ist in dieser Hinsicht eine Angabe von Kräpelin pg. 43: „Ein Porenkanal wurde durch den Schnitt so glücklich getroffen, dass die Epithelzellen herausgefallen sind und nur der glashelle (also ungefärbte), starre und anscheinend brüchige Achsencylinder in seiner Mitte übrig geblieben ist, ein Befund, der meine schon vorher gewonnene Ansicht über die Zusammensetzung des Kanalinhaltes auf das unzweideutigste bestätigte."

Bei den stumpfen Kegeln sah ich den Centralstrang nie so deutlich wie bei den spitzigen.

Die Gallwespen.

Von diesen habe ich eine der grösssten Arten, *Ibalia cultellator* ♀, sowie einige kleine Cynipiden, die ich mir aus Eichengallen zog, untersucht.

Nur bei Ruland finde ich eine Angabe über die Sinnesorgane der Gallwespenfühler. Er fand bei *Cynips gallae tinctoriae* Porenplatten, welche von der Fläche gesehen denjenigen von *Ophion* ähnlich waren, auf dem Querschnitte aber andere Bilder gaben. „Statt einer elastisch befestigten (Apiden, Vespiden etc.) oder doch vermöge ihrer Zartheit in ihrer Gesamtheit elastischen (Ichneumoniden), den erweiterten Porenkanal verschliessenden Porenplatte, haben wir hier eine teilweise über

die Oberfläche erhobene, ringsum geschlossene Chitinröhre, die der Fühleroberfläche der Länge nach fest aufliegt, und nur durch einen runden Porenkanal (p.) in der Mitte des Gebildes mit dem Fühlerinneren kommuniziert. Die Röhrenwandung erscheint durchaus starr . . . . ." Ruland vermag daher nicht einzusehen, „wie das ganze, augenscheinlich starre Gebilde als Schall percipierender Apparat funktionieren könne." Er hält nämlich sonst die Porenplatten für Hörorgane. *Ibalia cultellator* würde sich Ruland's Anschauungen günstiger erwiesen haben, denn bei dieser Gallwespe sind die Porenplatten ganz so gebaut, wie sie Ruland von *Ophion* abbildet. Sehr zahlreiche Porenplatten sind neben gewöhnlichen Fühlhaaren die einzigen Sinnesorgane der Fühler an *Ibalia*, und es steht somit in Beziehung auf diese Organe *Ibalia* den Schlupfwespen, Braconiden und Evaneiden nahe. Den eigentümlichen Anblick, den das Fühlerendglied von *Ibalia* gewährt, suche ich in Fig. 28 wiederzugeben.

Die zahlreichen Porenplatten stehen dicht gedrängt beisammen, Kegel fehlen gänzlich. Auch bei den *Cynipiden* fand ich nur Porenplatten.

Die Braconiden.

Von diesen untersuchte ich die Fühler zahleicher kleiner Arten, welche ich nicht bestimmt habe. Ich fand nur Porenplatten. Die durchsichtigen und dünnen Antennen lassen sich, in Balsam eingelegt, so gut untersuchen, dass man etwa vorhandene Kegel sicher sehen müsste. Ich fand jedoch keinen.

Recht charakteristisch ist es, dass bei diesen kleinen, ungefähr 3 mm langen Tieren die Porenplatten dieselbe Länge haben, wie bei dem fast 10 mal grösseren *Ophion luteus*. Man findet bei den Hautsinnesorganen der Insekten häufig, dass dieselben nicht im gleichen Verhältnis wie die Gesamtgrösse des Tieres wachsen und abnehmen, sondern annähernd konstant bleiben. Grossem Wechsel unterliegt dagegen die Zahl der einzelnen Organe. So finden wir auch bei den Braconiden von ihren grossen Porenplatten auf einem Fühlergliede oft nur 3—5 Stück vor. Dadurch erhalten die Fühler dieser Tiere ein von denjenigen der grösseren Ichneumoniden durchaus verschiedenes Ansehen (Fig. 29 und 30).

Die Evaneiden.

Diese wie die vorige Familie ist von den bisherigen Untersuchern nicht berücksichtigt. Ich fand bei *Foenus affectator* ♂ zahlreiche Porenplatten, auffallend dicke Haare, keine Kegel.

Die Schlupfwespen.

Die Schlupfwespen bieten in unserer Frage ein ganz besonderes Interesse. Ihre Fähigkeit, die in der Tiefe versteckten Opfer, in welche sie ihre Eier legen, zu entdecken und zu erkennen, ob schon eine andere Schlupfwespe ein Ei in dieselben gelegt hat, wird jetzt wohl allgemein dem Geruchssinne zugeschrieben, nicht mehr wie früher dem Gehör. Allbekannt sind die „spürenden", vibrierenden Bewegungen der Fühler dieser Wespen. Ein Zweifel darüber, dass ihre Fühler Sitz eines feinen Riechvermögens sind, kann nicht mehr bestehen.

Ich habe anatomisch eine grosse Zahl von Ichneumoniden untersucht, und zwar folgende Arten: *Ichneumon culpator, I. fusorius, I. luctatorius, I. albipictus, Amblyteles infractorius, Ophion luteus, Tryphon elongator, Tr. (sp. ?), Trogus exaltatorius, Mesoleptus (sp. ?), Cryptus tarsoleucus, Cr. perspicillator, Cr. sponsor, Cr. (sp. ?), Rhyssa persuasoria.*

Die Fig. 104 stellt einen Übersichtsquerschnitt durch einen Fühler von *Cryptus* dar, woraus die Verteilung von Porenplatten (e) und Kegeln (f) gut zu ersehen ist. Ein Drittel der Peripherie entbehrt aller Sinnesorgane mit Ausnahme einiger Fühlhaare. Die Porenplatten sind in der Längsrichtung des Fühlers langgestreckt, sind aber nicht, wie Hauser meinte, offene Spalten, sondern bestehen bei *Cryptus* aus einer länglichen, dem Fühler aufliegenden Hohlrinne mit dicken Seitenwänden und einem ganz dünnen (nach aussen gekehrten) Boden. Diese Verhältnisse erkennt man am besten an Fühlerquerschnitten; Fig. 116 a giebt das Bild einer Porenplatte auf einem solchen, in starker Vergrösserung. Die wulstförmig verdickten Wände der Rinne, welch letztere sich nach dem Fühlerinneren öffnet, lassen zwischen sich nur einen engen Spalt, der sich dann nach aussen wieder erweitert, um schliesslich von einer äusserst zarten Membran abgeschlossen zu werden. Dies ist das Bild bei mittlerer Einstellung des Mikroskopes; senkt oder hebt man aber den Tubus desselben so weit, bis eines der Enden der Porenplatten in die von der Immersionslinse beherrschte Ebene fällt, so erhält man ein Bild wie Fig. 116 b. Die Wülste auf beiden Seitenwänden der Rinne hören also offenbar gegen die beiden Enden derselben auf, und die Wand wird hier von einer nur mässig dünnen Membran gebildet.

Im Gegensatze zu *Polistes* und *Vespa* erhebt sich die Rinne direkt von der Fühleroberfläche, ist also nicht wie dort in eine Einsenkung des Fühlers eingebettet. Stets ist sie dagegen von Schutzborsten überragt, welche sie an Höhe um das Doppelte übertreffen (Fig. 116 c).

Die Kegel von *Cryptus* sind wie die vieler anderer Ichneumoniden hakenförmig gestaltet (Fig. 115). Die Spitze ist der Fühlerspitze zugewendet. Das Chitin ist gelb und ziemlich dick, nur die nach aussen gekehrte Fläche ist ganz dünn, wie sowohl Längs- als Querschnitt zeigen. Der Porenkanal ist nicht zylindrisch, sondern hat elliptischen Querschnitt, erscheint daher in Fig. 115 weiter als in Fig. 114. Der Kegel sitzt ihm nicht genau zentral auf, sondern sitzt proximal-exzentrisch (Fig. 115). Der übrige Teil des Porenkanals muss somit von dem Basalteile des Kegels abgeschlossen werden, welcher auch hier sich intensiv mit Hämatoxylin färbt.

Ähnliche Porenplatten wie die oben beschriebenen schildert Leydig von *Ichneumon*, *Ephialtes*, *Ophion* nach Flächenbildern, Ruland von *Ophion*.

Bei *Ichneumon* fand ich die Kegel kurz und gedrungen, ebenfalls ein wenig der Fühlerspitze zugebogen, an der stumpfen Endigung ganz zartwandig. Sie sind in grosser Zahl vorhanden. Form und Anordnung der Kegel und Porenplatten ist fast für jede einzelne Art eigentümlich. Auch zwischen Männchen und Weibchen der gleichen Art finden sich oft beträchtliche Unterschiede namentlich in der Zahl der Kegel.

Die Frage, welche der Antennalsinnesorgane der Schlupfwespen dem Geruchssinne als Organe dienen, darf, wie ich glaube, jetzt mit Bestimmtheit dahin beantwortet werden, dass sich Kegel und Porenplatten in diese Funktion teilen. Die Braconiden, ohnehin nur durch unwesentliche Merkmale von den Ichneumoniden abgetrennt, besitzen, soweit ich sie untersucht habe, nur Porenplatten; ihre Lebensweise verlangt einen feinen Geruchssinn, und wir können daher keine andere Annahme machen, als dass die Porenplatten Riechwerkzeuge sind. Dasselbe trifft für die Gallwespen zu. Von den Ichneumoniden besitzen einige gar keine oder fast gar keine Kegel, so z. B. *Ophion luteus* an den langen Fühlern des Männchens. Bei diesem vermisste ich Kegel durchaus, ebenso bei *Rhyssa persuasoria*. Von der hochgradigen chemischen Reizbarkeit dieser Fühler habe ich mich überzeugt und trage daher kein Bedenken, sie Riechorgane zu nennen. Das Weibchen von *Ophion*

luteus besitzt auf den letzten Fühlergliedern einige wenige kleine Kegelchen. Dass diese allein das Geruchsorgan repräsentieren sollten, ist undenkbar. Deutlicher ausgesprochen ist der sexuelle Unterschied bei manchen Arten von *Ichneumon*, von welchen ich ♂ und ♀ untersuchte (z. B. *I. luctatorius*). Hier besitzt das ♀ zahlreiche, das ♂ viel weniger zahlreiche Kegel der oben beschriebenen Form. Die Porenplatten sind daneben immer noch in grosser Menge vorhanden. Die Zahl der Kegel wäre hier, wie bei *Amblyteles*, *Cryptus* u. a. gross genug, um sie als alleinige Riechorgane gelten lassen zu können. Dieser Annahme stehen aber die Arten entgegen, welche so spärliche oder gar keine Kegel besitzen (*Ophion*, *Rhyssa*, *Braconiden*) und doch fein riechen. Die Porenplatten als einzige Riechorgane zu betrachten und den Kegeln eine andere Funktion zuzuweisen, geht auch nicht wohl an. Zwar in den Familien der Ichneumoniden, Cynipiden, Braconiden und Evaneiden stände dieser Annahme nichts im Wege. Die Thatsache aber, dass die Blatt- und Holzwespen nur Kegel und keine Platten besitzen, lässt es höchst unwahrscheinlich erscheinen, dass die Organe, die hier entschieden dem Riechen dienen, dort, bei den Schlupfwespen, eine abweichende Funktion haben sollten. Die Variabilität der Insektensinnesorgane, welche ich schon wiederholt betonte, erklärte zwanglos das Vorkommen von zweierlei, nach verschiedenem Typus gebauten Riechorganen bei einem und demselben Tiere.

Die Ameisen.

Da über die Riechorgane dieser Hymenopterenfamilie schon von verschiedenen Seiten ausführlich gesprochen worden ist (Leydig, Forel, Kräpelin, Ruland) und ich selbst mich nur oberflächlich über dieselben unterrichtet habe, unterlasse ich es, auf sie hier einzugehen. Dass die Ameisenfühler feine Riechwerkzeuge sind, ist zweifellos, die Kegel und knieförmigen Borsten dürften die Riechorgane im engeren Sinne sein. Auf die flaschen- und champagnerpfropfenförmigen Organe komme ich unten noch zu reden. Die Goldwespen und Heterogynen habe ich nicht untersucht.

Die Vespiden.

Von den Vespiden untersuchte ich verschiedene einheimische und ausländische Arten, am ausführlichsten *Vespa vulgaris* und *Polistes gallica*. Besonders die letztere eignet sich vorzüglich zu diesen Untersuchungen, da ihre Fühler blassgelb und ganz durchsichtig sich auf den Schnitten präsentieren. Die Fig. 99 und 100 zeigen Übersichts-, Quer- und Längs-Schnitte von *Vespa*. Man sieht die blassen, grossen Kegel regellos über die Oberfläche verteilt. Schnitte durch die Endglieder des Fühlers treffen immer auf eine grössere Anzahl der Kegel. Zur Färbung verwendete ich mit bestem Erfolge Hämatoxylin, während Carmin, Nigrosin und Methylenblau weniger schöne Bilder gaben.





Fig. 110 zeigt die 3 Sinnesorganformen, welche ich neben zahlreichen kurzen starren Haaren bei *Vespa* fand: Kegel, Porenplatten und Grubenkegel. Die Kegel besitzen eine deutlich doppeltkontourierte Wand, welche an der stumpfen Spitze in eine blasse unmessbar dünne Membran übergeht; letztere ragt kuppelförmig etwas hervor. Bei schwächerer Vergrösserung sieht man Bilder, wie sie Kräpelin zeichnet, nämlich man erhält den Anschein eines weiten Loches am Kegelende. Starke Linsen zeigen indessen deutlich, dass der scheinbare Rand des Loches nichts anderes ist, als die Stelle, wo die Wand sich plötzlich verdünnt. Die nebenstehenden schematischen Skizzen verdeutlichen dies, indem I den Anblick des ganzen Kegels bei schwacher, II bei starker Vergrösserung das Ende eines Kegels zeigt.

Der Kegel steht nur scheinbar frei auf der Fläche, in Wahrheit ist sein unterster Teil in eine Grube versenkt, deren Wände sich indessen nahezu berühren. Das Schema I zeigt dies deutlicher als die nach dem Mikroskop gezeichneten Bilder. Der in die Grube versenkte Teil färbt sich, wie so häufig bei ähnlichen Sinnesorganen, mit Hämatoxylin intensiv blau. Die besondere Färbbarkeit erwähnt auch Ruland. Er, wie vom Rath, Kräpelin, Hauser und Sazepin halten die Kegel für an der Spitze offen, Forel für geschlossen.

Kräpelin weist darauf hin, dass 2 Schichten von Ganglien die Fühlerwand von innen bekleiden (in meinen Figuren 99 und 100 sind dieselben sichtbar), und giebt an, dass die Kegel in Verbindung mit der inneren Ganglienschicht stehen, das Verbindungstück zwischen Kegel und Ganglion also die äussere Ganglienschicht durchbricht. Dies konnte ich bestätigen, fand jedoch regelmässig mehr tiefe Ganglien als Kegel auf jedem Querschnitte des Fühlers. Die oberflächlichen Ganglien gehören zu den Porenplatten.

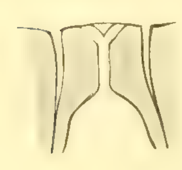
Treffende Bilder von dem nervösen Apparate, der zu diesen Kegeln gehört, giebt Kräpelin, während Ruland's und Hauser's Zeichnungen, wie ich schon früher erwähnte, auf Schrumpfung zu beruhen scheinen. Ich konnte ebensolche durch Erwärmung meiner Präparate erzeugen. An guten Präparaten ist der Inhalt des Kegels homogen, blassblau gefärbt, mit einem dunklen blauen Strang in der Mitte, welcher sich etwa auf der Hälfte der Länge des Kegels noch erkennen lässt, und auf der anderen Seite in den Porenkanal hinein verfolgt werden kann. Solche scharf abgesetzte Zapfen im Innern des Kegels, wie sie Ruland zeichnet, existieren nicht. Merkwürdig ist, dass gerade Ruland so entschieden die Hauser'sche Behauptung freier Nervenendigung bestreitet. Was ist es anders als freie Nervenendigung, wenn in Rulands Fig. 4 c und Fig. 8 die Nervenfasern sich verjüngen und verschmelzen „zu einem einzigen hyalinen Faden, der ohne Mühe bis in das letzte Drittel des äusseren Kegels verfolgt werden kann," und dieser Kegel dabei offen, also doch wohl lufterfüllt ist?

Der nervöse Inhalt, bestehend aus den Fortsätzen der Nervenendzellen (oder Nervenendfasern selbst?) und der Begleitzellen, welche der Hypodermis angehören, füllt vielmehr den ganzen Innenraum des Kegels und Porenkanals aus, ohne dass Lufträume zwischen den einzelnen Elementen vorhanden wären, von welchen Ruland zwar nie spricht, die man aber nach seinen Zeichnungen notwendig annehmen muss.

Die in Ruland's Fig. 4 A gezeichneten Grubenkegel habe ich bei *Vespa vulgaris* und *Polistes* ebenfalls gefunden, jedoch sehr spärlich (Fig 100 a). Sie sind deutliche Nervenendorgane, funktionell also von den Forel'schen Flaschen und den Champagnerpfropfen zu trennen, welche ich nicht für Sinnesorgane halten möchte, jedenfalls nicht für Riechorgane.

Die Porenplatten der Wespen zeigen einige Abweichungen gegenüber denjenigen der Schlupfwespen. Sie sind vor allem viel kürzer im Verhältnis zur Breite als jene, sie haben dadurch eine mehr elliptische Form. Ferner sind sie bei den von mir untersuchten Arten stets in eine Grube der Fühlerfläche versenkt, so dass sie nur eben das Niveau derselben erreichen. Bei Schlupfwespen erheben sie sich häufig über die Fühlerfläche. Die Wände der Gruben, in welchen die Platten versenkt sind, berühren sich übrigens nahezu (bei *Polistes* Fig. 111) oder vollständig (bei *Vespa* Fig. 110), so dass man eigentlich eher von einer Spalte als einer Grube sprechen könnte. Wie eine solche Porenplatte auf dem Fühlerquerschnitt aussieht, erklären am besten Figuren (Fig. 110 c, 111 a). Während die Porenplatten vieler Schlupfwespen als dünnwandige Rinnen beschrieben werden können, welche, den Boden nach aussen gekehrt, der Fühlerfläche aufliegen, sind die Verhältnisse bei den Vespiden

etwas komplizierter. Die Seitenwände der Rinne sind nämlich so stark verdickt, dass sie wulstförmig ins Innere der Rinne sich verwölben, deren Lumen stark verengernd. Bei *Vespa* nähern sich die Wände so sehr (s. das Schema), dass für die Weichteile im Innern nur ein ganz schmaler Spalt bleibt.



Nach aussen erweitert sich derselbe dann plötzlich und wird schliesslich durch eine Membran geschlossen. Dieselbe ist jedoch bei *Vespa* nicht wie bei Ichneumoniden zart und dünn, sondern deutlich in der Mitte verdickt, so dass sie auf Querschnitten dreieckig aussieht, wie nebenstehendes Schema zeigt. Neben der verdickten Stelle bleiben auf beiden Seiten Streifen, die von dünner Membran gebildet sind.

Bei *Polistes* (Fig. 111 a) schien mir die Membran ganz unverdickt, also wie bei *Cryptus*. Auch ist die Verengung im Inneren nicht so hochgradig wie bei *Vespa vulgaris*. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass auch bei *Polistes* die Verschlussplatte in Wirklichkeit dick ist. Der Weichteilinhalt schon der engen Stelle in der Porenplatte hat nämlich ein eigentümlich glänzendes Aussehen, welches die Abgrenzung zwischen ihm und dem durchsichtigen Chitin sehr erschwert. Wie oben erwähnt, möchte ich hierbei an eine chitinoide Veränderung der Zell- oder Nervensubstanz denken.

Den Inhalt des zu jeder Porenplatte gehörigen Porenkanals findet man färbbar, und ich bemerkte in demselben gewöhnlich einen centralen stärker gefärbten Streifen, welcher sich von innen nach aussen allmählich verschmälert, an der Porenplatte selbst angekommen, wieder plötzlich verbreitert und in nicht deutlich sichtbarer Weise endigt. Die weiteren Feinheiten, die Ruland zu finden glaubt, sind wohl wieder Kunstprodukte, beruhend in Verderbnis der Präparate.

Eine Zone mit Hämatoxylin stark färbbaren Chitins fand ich wie Ruland stets vorhanden (Fig. 110, 111).

Betreffs der anthophilen Hymenopteren habe ich dem bisher, besonders durch Schiemenz, Kräpelin und Ruland bekannt gewordenen nichts neues hinzuzufügen. Ich konnte im Wesentlichen nur die Resultate genannter Forscher bestätigen.

Fig. 112 zeigt eine Porenplatte von *Eucera* Fig. 113 eine solche von *Bombus*, Fig. 103 den Fühlerquerschnitt eines kleinen *Bombus* im Übersichtsbild, Fig. 101 dasselbe von *Eucera*.

Hübsche Präparate erhält man auch, wenn man die Fühler z. B. von *Eucera* in weiter unten zu beschreibender Weise durch Chrompikrinschwefelsäure entfärbt und mit Methylenblau färbt. Man sieht dann sehr deutlich die Gruppen von Champagnerpfropfen und Flaschen auf jedem Gliede, daneben zahllose Porenplatten. Dass erstgenannte zwei Arten von Organen Sinneswerkzeuge sein sollten, ist mir etwas zweifelhaft, doch weiss ich eine andere plausible Deutung gleich den bisherigen Untersuchern nicht anzugeben.

Lepidoptera.

Unter den Schmetterlingen gelten wenigstens die Nachtschmetterlinge allgemein als mit einem ausserordentlich feinen Riechvermögen ausgestattet, insbesondere soweit es sich um Aufspürung des weiblichen Geschlechtes durch das männliche handelt. Von dieser fast unbegreiflichen Feinheit des Geruchssinnes zeugt aufs neue eine Angabe von Forel (106 pg. 185), welche das schon von älteren Autoren her bekannte bestätigt. Von den Tagschmetterlingen habe ich nichts in Erfahrung gebracht, was bei ihnen hohe Entwicklung des Geruchssinnes nachweist.

Experimente über den Wert der Fühler bei der Begattung liegen vor von Hauser und von

Forel. Ersterer bemerkte bei *Saturnia carpini* L. und *Ocneria dispar* L. nach Exstirpation der Fühler niemals eine Begattung; bei Forel, welcher mit *Bombyx mori* experimentierte, suchte das Männchen das Weibchen nicht mehr auf grössere Entfernungen auf, wenn ersterem die Fühler fehlten; zu einander gesetzt, begatteten sich die Tiere jedoch.

Hauser vermisste die bei unverstümmelten Tieren vorhandene Reaktion auf stark riechende Stoffe (Carbolsäure, Terpentinöl) nach Exstirpation der Fühler bei *Saturnia*, *Smerinthus*, *Vanessa*.

Ich habe in ähnlicher Weise wie Hauser mit zahlreichen Schmetterlingen experimentiert. Die verwendeten Arten waren: *Vanessa urticae*, *V. Jo*, *Pieris napi*, *P. rapae*, *Rhodocera rhamni*, *Papilio Podalirius*, *Anthocharis cardamines*, *Saturnia carpini* ♀, *Harpyia vinula*, *Macroglossa stellatarum*, *Smerinthus ocellatus*, *S. populi*.

Sie ergaben alle, obgleich frisch eingefangen, oder vor kurzem, vor 1—24 Stunden, ausgeschlüpft, dasselbe negative Resultat, d. h. sie reagierten auf schwach riechende Stoffe (Honig etc.) gar nicht, auf die stärkstriechenden Äther und Öle selten in einer kaum merklichen Weise. Bei Annäherung eines erwärmten Glasstabes auf 1—2 cm bewegten sie meistens die Fühler. Nachdem ich dieses Verhalten wiederholt hatte konstatieren können, war es mir um so auffallender, dass vier im Spätherbst ausgeschlüpfte Exemplare von *Vanessa Jo* sich anders verhielten. Wenn ganz kleine Mengen Lavendelöl, Bergamott- oder Rosmarinöl an eine Nadel gebracht wurden, und man nun diese den Fühlern von unten her auf 1—2 cm Entfernung nahe brachte, so trat ein mehr oder weniger energisches Zurücklegen der Fühler ein. Um dieselbe Wirkung bei Annäherung an die dorsale Fühlerseite zu erhalten, musste der Reizstoff näher gebracht werden, oder in grösserer Menge vorhanden sein. Auch dann wurde nicht etwa der Fühler vom Reize weggebogen, sondern ebenfalls nach oben und hinten, also der Nadel entgegen, zurückgelegt. Daraus geht hervor, dass höchst wahrscheinlich die Reizung nur an der unteren, ventralen Seite zustande kommt, wo die Grubenkegel sich befinden.

Ganz ebenso war das Verhalten gegen Wärmereiz.

Entfernte man den Reiz nicht, wenn die Fühlerreaktion eintrat, so flatterten die Tiere meist ein Stück weit fort.

Wenn beide Fühler bis zum Grunde abgeschnitten waren oder mit Paraffin überzogen wurden, hörte jede Spur von Reaktion auf die Riechreize auf. Der Palpenspitze, welche die von vom Rath entdeckte flaschenförmige Grube mit Sinneshaaren trägt, konnte das riechende Öl ganz nahe gebracht werden, ohne allen Erfolg.

War der Rüssel ausgestreckt, so erzeugte Annäherung des Reizstoffes an seine Spitze meistens ringelnde Bewegungen.

Die Schmetterlinge waren im übrigen durch den Verlust der Fühler in ihrem Benehmen nicht beeinflusst. Wurde nur der Fühlerknopf entfernt, so erfolgte die Reaktion noch prompt und sicher, sie trat auch noch, allerdings merklich abgeschwächt, ein, wenn die Fühler auf die Hälfte ihrer Länge verkürzt waren.

Die Sinnesorgane der Schmetterlingsfühler.

Ausser Schuppen und verschiedenen Arten von Haaren findet man an den Fühlern sämtlicher Schmetterlinge Grubenkegel, an denjenigen der Spinner, Eulen, Schwärmer, Spanner und Kleinschmetterlinge noch die am distalen Ende jedes Gliedes stehenden Endzapfen. Diese und die Grubenkegel halte ich für die Vermittler des Geruches. Vor vom Rath waren die Grubenkegel nur bei den Tagfaltern genau bekannt, genannter Forscher fand sie auch bei den übrigen Familien auf, und ich

kann ihr allgemeines Vorkommen bestätigen. Einzelne Spinner, Schwärmer und Eulen sind sogar geradezu Musterobjekte zum Studium dieser Organe (z. B. *Porthesia chrysorrhoea* mit ihren glashellen Fühlern). Lespès hatte schon bei Spinnern und Eulen das Vorkommen von Gruben angegeben und gefunden, dass diese auf die Unterseite der Fühler beschränkt sind. Er beschreibt sie jedoch als geschlossene Gruben und hält sie für Hörorgane.

Kräpelin bemerkte auch bei den Tagfaltern, dass die ventrale Fühlerfläche der alleinige Sitz der Grubenkegel ist. Auch bei den von mir untersuchten Arten zeigte sich dies. Dagegen muss ich die Angabe Hauser's, welcher die Grubenkegel als auf den Fühlerkolben beschränkt bezeichnet, dahin berichtigen, dass ich sie in grosser Zahl auch auf dem Fühlerschafte gefunden habe. Lespès glaubte sie auf die zwei letzten Fühlerglieder beschränkt.[1])

Bei den gefiederten Bombycidenfühlern sitzen die Grubenkegel auf den Fiedern und dem Stamme der Fühler. Die entsprechenden weiblichen Fühler sind einfacher gebaut und besitzen eine bedeutend kleinere Zahl von Gruben. Bei *Orgyia gonostigma* ♂ ist die Zahl der Grubenkegel das Vielfache von der Zahl derselben beim flügellosen Weibchen. Bei *Saturnia carpini* ♀ sind die Grubenkegel selten, dagegen viele Fühlhaare vorhanden, Schuppen fehlen ganz. Der sehr grosse Unterschied in der Grubenzahl bei ♀ und ♂ der Spinner, zusammengehalten mit der evidenten Bedeutung ihres Geruchssinnes in sexueller Beziehung macht es in hohem Masse wahrscheinlich, dass die Grubenkegel die Organe jenes Sinnes sind. Es könnten ja auch von anderen Organen nur noch die weiter unten zu besprechenden Endkegel in Betracht kommen, da diese und die Grubenkegel die einzigen hier vorkommenden Organe sind, welche den Bedingungen entsprechen, welche wir heutzutage schon an ein Riechwerkzeug bei Insekten stellen dürfen. Bei den übrigen Schmetterlingen, besonders den Tagfaltern und Schwärmern sind die Unterschiede in der ganzen Körpergestaltung und Lebensweise viel geringfügiger als bei den Spinnern, ja oft fehlen sie ganz. Da stimmt es nun sehr gut, dass bei diesen Familien auch die Sinnesorgane der männlichen und der weiblichen Fühler nahezu gleich entwickelt sind. Dies spricht sehr dafür, dass die Grubenkegel zur Lebensweise in Beziehung stehen. Dass das trägere, oft flügellose und unbehilfliche Weibchen der Spinner das Männchen nicht aufsuchen kann, ist klar, daher muss zur Begattung das Männchen das Weibchen zu finden wissen, und dazu bedarf es der Geruchsorgane. Dass gerade der Geruchssinn hiebei thätig ist, können wir a priori nicht voraussetzen, wissen es aber aus den Beobachtungen, die ich oben erwähnte, nach welchen die Männchen mancher Spinner durch Weibchen ihrer Art, welche sie nicht sehen können, weither angelockt werden. Schwärmer- und Tagfalter-Weibchen sind in gleichem Masse beweglich und lebhaft

[1]) Wenn man darauf ausgeht, sich eine Übersicht über die Fühlersinnesorgane eines Schmetterlings oder anderen Insektes zu verschaffen, ohne die histiologischen Einzelheiten studieren zu wollen, kann ich eine Methode, die ich schon oben erwähnte, sehr empfehlen, da sie mir gute Dienste geleistet hat. Wenn man die in Alkohol gehärteten Fühler nämlich in einer Lösung von Pikrinschwefelsäure mit einem Zusatze von etwas Chromsäure 1—2 Tage lang im Paraffinofen stehen lässt, entfärben sich die Fühler vieler Arten mehr oder weniger, und lassen sich dann ausgezeichnet aufhellen und untersuchen. Feinheiten an den Weichteilen kann man nun freilich nicht studieren.

Nicht alle Fühler entfärben sich in dieser Lösung, so z. B. die meisten Käferfühler nicht; einzelne Hymenopteren zeichnen sich dagegen dadurch aus, dass ihre vorher schwarzen Fühler durch diese Behandlung wasserhell werden, (*Eucera*, *Chrysis*); hier nimmt sich dann eine nachträgliche Färbung mit Methylenblau sehr hübsch aus, ist aber sehr vergänglich. Die Fühler von *Bombus* werden nur braun, die von *Pompilus* und allen von mir untersuchten Schmetterlingen gelbbräunlich. Das Verfahren ist mir viel bequemer als die Chlorbleiche mit *Eau de Javelle*, welche die Weichteile zum mindesten nicht weniger schädigt. Bei schon vorher hellen Objekten (Schmetterlingsrüssel) bewirkt eine kurze Einwirkung jener Mischung eine scharfe Begrenzung der Nerven und Ganglien und ein auffallend deutliches Hervortreten der Kerne. Kein Farbstoff dringt so rasch wie jene Lösung in die dünnen Fühler und Rüssel ein.

wie die Männchen, und so bedarf das Männchen nicht so sehr einer vollkommeneren Ausrüstung mit Sinnesorganen; vielmehr stehen sich beide Geschlechter hierin gleich.

Bei den Sphingiden sind die Grubenkegel besonders schön und zahlreich ausgebildet; nur bei *Macroglossa stellatarum* fand ich sie spärlich, statt der Kegel fand ich hier meistens Haare. Da *Macroglossa* im Gegensatze zu den anderen untersuchten Schwärmern am Tage fliegt, dürfte jene Verminderung der Riechorgane keine zufällige sein. Die Struktur der Fühler ist im übrigen ganz dieselbe wie bei andern Schwärmern, auffallend ist nur, dass alle Gewebe des Fühlerinneren braun pigmentiert sind. In den zu den Fühlhaaren gehörigen Sinneszellengruppen wird das Pigment grauschwarz, ist aber nicht geformt, körnig, sondern diffus und ziemlich durchsichtig.

In Fig. 37, 38, 39 gebe ich einige Übersichtsbilder über den Bau der Sphingidenfühler und die Verteilung der Sinnesorgane auf denselben. Von dem Verhältnis der langen Fühlhaare zu den Grubenkegeln, welches hier theoretisch interessant ist, habe ich früher gesprochen (216 pg. 28 f).

Die Grundform der Fühler ist bei Schwärmern dreikantig. Die eine schmälste Seite trägt zahlreiche Schuppen, zuweilen vereinzelte dicke, dicht über ihrer Basis rechtwinklig abgebogene Borsten, deren Porenkanal weiter ist, als derjenige der Schuppen. Wie Herr Dr. Vosseler fand und mir zeigte, ordnet sich die hier sehr niedrige Hypodermis unterhalb dieser Borsten zu eigentümlichen Zellknospen an, ähnlich den Geschmacksknospen der Wirbeltiere; zuweilen finden sich an diesen Stellen im Epithel eingeschlossene Kapseln mit homogenem färbbarem Inhalt; die Bedeutung dieser Gebilde ist mir unbekannt.

Die beiden anderen Seiten des Fühlerquerschnittes tragen Tast- oder Fühlhaare [1]) und Grubenkegel. Die Fühlhaare sind hier sehr lang und dick, ihr Inhalt ist färbbar, die Zellgruppen an ihrer Basis stehen mit den Nerven in Zusammenhang. Wird ein Querschnitt nahe einem der Enden eines Fühlergliedes angelegt, so findet man mehr Fühlhaare als Kegel (Fig. 37), wird er durch die Mitte gelegt, so überwiegen die Kegel. Ferner, je näher ein Längsschnitt nach Art der Fig. 38 an der Kante des Fühlers angelegt wird, desto mehr Grubenkegel findet man, je näher der schuppentragenden Schmalseite des Fühlers, desto mehr Haare. Hieraus ergiebt sich, dass die Kegel immer nur auf die Mitte jedes Gliedes beschränkt sind. Über vorkommende Übergänge zwischen Fühlhaaren und Grubenkegeln vergl. 216 pg. 28.

Das Aussehen der Grubenkegel bei Schwärmern wird durch Fig. 35 und 36 illustriert, woraus zugleich hervorgeht, dass die Gruben etwas gegen die Fühlerspitze hin geneigt sind (wie bei Pflanzenwespen). Oft ist der Kegel so zart, dass er kaum zu sehen ist. Zu dem Schutz dieser zarten Gebilde durch Lagerung in einer Grube kommen noch blasse Schutzhaare (Fig. 37), welche nur in den mit Grubenkegeln besetzten Bezirken sich finden, und wahrscheinlich keine Sinnesfunktion haben, sondern nur den Zweck erfüllen, Schädlichkeiten von den zarten Sinneskegeln fernzuhalten.

Die Endzapfen, von welchen ich schon erwähnte, dass sie allen Schmetterlingsfamilien mit Ausnahme der Tagfalter zukommen, sind schon von Leydig und Ruland beschrieben. Sie kommen bei Spinnern in der Mehrzahl, sonst in der Einzahl an jedem Fühlergliede vor. Sie stehen als conische oder zylindrische Zapfen von ziemlich dickem Chitin am distalen Ende eines jeden Fühlergliedes. Erst auf der Spitze dieses Zapfens findet sich nun ein eigentliches kleines Sinneskegelchen. Es können

[1]) Ich verwende den Ausdruck Fühlhaare statt Tasthaare, welch letzterer der allgemein gebräuchliche ist, deshalb, weil die Schmetterlinge mit ihren Fühlern nicht tasten. Tasthaare nenne ich nur solche, mit denen getastet, d. h. aktiv ein Gegenstand wiederholt und absichtlich berührt wird.

deren auch zwei sein, oder es kann fehlen und statt seiner nur eine Stelle an der Zapfenspitze sich finden, wo das Chitin stark verdünnt ist. Der dicke Zapfen stellt nur eine Erhebung der Fühlerwand dar, bestimmt, das Sinnesorgan möglichst frei in die Luft ragen zu lassen; man sieht dies daran, dass die zierliche Skulptur der Fühleroberfläche sich häufig auf den Zapfen fortsetzt, und so diesen als einen ihr angehörigen Teil erkennen lässt.

Die kleinen Sinnesorgane auf diesen Endzapfen sind insofern ganz interessante Organe, als sie sehr variabel sind und eben in den häufig stattfindenden Variationen das Prinzip an den Tag kommen lassen, welches ihrer Organisation zu Grunde liegt. Ich drücke mich hier teleologisch aus, um Weitschweifigkeiten zu vermeiden; ich hoffe nicht missverstanden zu werden: Das Ende des Zapfens ist eine irgendwie geformte Membran von äusserster Dünne, welche den Zweck hat, das Nervenendorgan in möglichst nahe Beziehung zur Luft und deren Beimengungen zu setzen. Die dünne Stelle musste aber wegen ihrer Zartheit einen Schutz gegen gröbere Einflüsse, vor allem gegen mechanische Berührung erhalten. Das konnte durch überragende Schutzhaare geschehen, oder der Zapfen selbst konnte eine diesem Zwecke entsprechende Gestalt annehmen.

In den nebenstehenden Figuren a—k habe ich einige Formen solcher Zapfen skizziert, wie sie teils bei verschiedenen Arten, teils bei verschiedenen Individuen, oft aber auch an den verschiedenen Gliedern eines Fühlers gefunden werden. c, d, e, k (f) sind schon durch die überragende Chitinzacken des Zapfens genügend geschützt, die anderen bedürfen der Schutzhaare. Bei *Acherontia atropos* findet man Zapfen von der Form a, überragt von langen starken Schutzhaaren. Es besteht also bei diesen Organen, wie den Riechorganen der Insekten überhaupt, das Princip, ein mit einer ganz dünnen Chitindecke bekleidetes Nervenendorgan der Luft möglichst auszusetzen, dabei aber gegen mechanische Insulte doch geschützt zu halten.

Ich will hier gleich hinzufügen, dass ich auch durch eine ungezwungene Hypothese erklären zu können glaube, in welcher Weise die Kegel der Endzapfen und die Grubenkegel sich in die Thätigkeit des Riechens teilen. Ich vermute, dass die Grubenkegel als Riechwerkzeuge hauptsächlich nur dann in Thätigkeit treten, wenn das Insekt fliegt, die Endzapfen aber daneben auch in der Ruhe. Die Grubenkegel liegen oft so tief unter der Oberfläche, nur durch eine enge Mündung mit der Luft in Berührung, dass nicht bewegte Luft schwerlich die etwa in ihr enthaltenen Gerüche genügend rasch und reichlich zu den Kegeln tragen wird. Man betrachte in dieser Hinsicht Grubenkegel von der Form der Fig. 117 b. So wie aber das Insekt fliegt, wird die Luft und werden mit ihr die Gerüche schon viel leichter in die Gruben eindringen. Vollends aber, wenn die Fühler selbst in vibrierender Bewegung sind, wie bei Sphingiden, bei welchen jeder Teil des Körpers vibriert, solange das Tier fliegt, dann werden die Bedingungen für Eindringen der Gerüche in die Gruben sehr günstige sein. In noch erhöhtem Masse gilt das Gesagte für die zusammengesetzten Gruben der *Dipteren*, welche wegen ihrer engen Mündung zum Riechen in der Ruhe geradezu unbrauchbar scheinen. Da ist es nun interessant, dass gerade bei den hier in Betracht kommenden zwei Insektenfamilien (*Lepidopteren* und *Musciden*) das Experiment eine hochgradige Unempfindlichkeit gegen vorgehaltenen Riechstoffe nachweist, während wir nach der Lebensweise der Tiere annehmen müssen, dass ihr Riechvermögen fein entwickelt ist. Dies erklärt sich am einfachsten daraus, dass wir meistens nur mit dem ruhig sitzenden Tiere experimentieren können. So wie aber

das Tier läuft oder gar fliegt, werden die vorher für das Eindringen der Gerüche ungünstigen Bedingungen günstiger gestaltet, und das Tier riecht jetzt viel feiner.

Bei anderen Familien tritt dies weniger zu Tage, da bei ihnen (Käfer, Hymenopteren) die Kegel, überhaupt die Riechorgane, entweder auf der Fläche stehen, oder doch die Gruben nicht diese Enge und Tiefe erreichen, wie bei Schmetterlingen und Fliegen. Doch wird auch bei jenen anderen Familien das Fliegen die Feinheit des Riechvermögens erhöhen, und von einigen Insektenarten ist ja bekannt, wie sie willkürlich ihre Fühler lebhaft vibrieren lassen, wahrscheinlich um so die daran befindlichen Organe ausgiebiger mit der Luft in Berührung zu bringen *(Pompiliden, Ichneumoniden.)* Ganz besonders thun sie dies, wenn sie einen Geruchseindruck bekommen haben, und diesen nun genauer prüfen wollen. Den Lepidopteren und Dipteren fehlt das Hilfsmittel des aktiven Vibrierens. Diese Vibrationsbewegungen der Wespen sind zu vergleichen dem Schnüffeln der Säugetiere, mit dem Unterschiede nur, dass diese die Luft aktiv gegen ihr Riechorgan bewegen, während die Insekten ihr Riechorgan gegen die Luft bewegen.[1]) Dass dies auch möglich ist, haben diejenigen Forscher nicht bedacht, welche forderten, das Riechorgan der Insekten müsse so gelegen sein, dass das Tier aktiv die Luft durch einen Saugapparat darüber hinstreichen lassen könne. So gelangte Wolff zur Überzeugung, sein „Riechorgan" am Gaumen der Biene verdiene diesen Namen allein, weil nur hier ein geeigneter Luftzug durch einen von ihm entdeckten Pumpmechanismus hergestellt werde. Und viele andere Forscher, von Lehmann (174) an bis auf G. Joseph (150) suchten mit denselben Überlegungen das Riechorgan an den Atemöffnungen des Hinterleibes.

Kehren wir zurück zu den Riechorganen der Schmetterlinge, so erübrigt es noch, über die Tagfalter einiges mitzuteilen. Die Grubenkegel sind hier auf einen verhältnismässig kleinen Teil des Fühlers beschränkt, wie man aus dem Übersichtsquerschnitte Fig. 105 sieht. Dafür fehlen sie aber auch, wie erwähnt, denjenigen Gliedern nicht, welche den „Stiel" des Fühlerknopfes bilden. Die Stelle, welche die Gruben trägt, ist immer rinnenförmig flach eingesenkt, so dass bei manchen Arten der Fühlerquerschnitt nierenförmig wird *(Pieris, Rhodocera)*. Bei *Vanessa urticae* und *V. Jo* laufen zwei solche Rinnen den ganzen Fühler entlang.

Die Fig. 34 und 117 zeigen Grubenkegel in starker Vergrösserung, zugleich sieht man, dass bei verschiedenen Arten die Kegel und Gruben ganz charakteristisch unterschieden sind. Dass jedoch auch bei einem Individuum die Form wechseln kann, zeigt die Nebeneinanderstellung von Fig. 117 a, b und c.

Mit ein paar Worten muss ich noch der eigentümlichen opaken Masse gedenken, welche den Querschnitten der Fühler ein so sonderbares Aussehen giebt. Leydig hat dieselbe zuerst besprochen, vom Rath hat jene Stelle dannu nrichtig zitiert. Er sagt (pg. 433): „Bei den Tagfaltern wird die Untersuchung bedeutend dadurch erschwert, dass der Kolben der Antenne mit eigentümlichen Konkrementen erfüllt ist, welche schon von Treviranus erwähnt wurden; dieselben sind, wie Leydig mitteilt, von Schlossberger als Harnsäurekristalle erkannt worden." In Wirklichkeit sagt Leydig, die Masse löse sich in Essigsäure unter schwacher Gasentwicklung, und danach scheiden sich aus der Lösung Kristalle aus, welche als Harnsäure erkannt seien. Danach würde das Konkrement selbst keine Harnsäure sein können, sondern vielleicht ein Urat.

---

[1]) Vergleiche Moquin-Tandon (212): Chez la plupart des Vertébrés il résulte de la situation de l'organ olfactif au devant de l'appareil respiratoire, que les molécules odorantes arrivent á la membrane pituitaire, portées par le courant de l'inspiration; chez les Gastéropodes, au contraire, c'est l'organ olfactif qui va au-devant des molécules odorantes.

Im durchfallenden Lichte sieht die Masse grau aus, wie ich sie in Fig. 105 gezeichnet habe. Darin sieht man feine blaue Punkte, Querschnitte von Nerven ohne Zweifel, und längsgeschnittene Nervenästchen. Im auffallenden Lichte erscheint das Konkrement intensiv silberglänzend, wie Guanin. Nach innen zu ist es scharf begrenzt, es umschliesst, wie mir scheint, einen Blutraum oder Luftraum, der auf Schnitten häufig leer gefunden wird.

Das Konkrement hielt ich zuerst für freiliegend, sah dann aber bei *Pieris napi* deutlich, dass es in pallisadenförmigen Zellen liegt. Aus mir unbekanntem Grunde fehlte, obgleich alle Schnitte gleich behandelt waren, einzelnen jede Einlagerung von Konkrement, andere sahen völlig undurchsichtig aus, wieder andere haben zum Teil frei sichtbare Zellen, während die andere Hälfte silberglänzend und undurchsichtig war. Gegen die freien Zellen hin wurde der glänzende Stoff spärlicher und zeigte sich als amorphe körnige Masse.

Die **Taster der Schmetterlinge** verdienen diesen Namen nicht, weil sie nie zum Tasten benützt werden, und wegen ihrer Unbeweglichkeit auch nicht benützt werden können. Sie tragen zahlreiche Schuppen von grosser Länge, und an ihrer Spitze die von vom Rath entdeckte flaschenförmige Grube mit stiftförmigen Sinnesorganen. Bei Bombyciden sitzt sie gewöhnlich unterhalb der Tasterspitze. Ich habe diese Sinnesorgane bei zahlreichen Arten untersucht, und im wesentlichen überall gleich gebaut gefunden. Die Stifte halte ich für massiv, demnach auch nicht für Riechorgane. Sehr gut würden sie sich als Hörorgane auffassen lassen, doch fehlt jeder Beweis. Der zu den Stiften führende Nerv läuft frei durch den mit Blut erfüllten Hohlraum des Tasters.

Die Gruben finden sich bei beiden Geschlechtern in gleicher Ausbildung, auch bei Nachtschmetterlingen *(Orgyia gonostigma, Antherea Pernyi).*

Die Sinnesorgane der Schmetterlingsrüssel.

Die Rüssel der Tagfalter, Eulen, Spinner und Spanner besitzen an ihrer Spitze ausser der sehr reichen Skulptur des Chitins mehr oder weniger zahlreiche zapfenförmige Anhänge von sehr verschiedener Länge und Gestalt bei den einzelnen Arten, rund oder kantig, am Ende mit einem deutlich abgesetzten kegelförmigen Spitzchen besetzt. In Fig. 45—58 habe ich einige der sehr verschiedenartigen Formen in gleichem Grössenverhältnis abgezeichnet und die Zahl der auf einer Rüsselhälfte vorkommenden Zäpfchen annähernd angegeben. Bei Sphingiden und Zygaenen sind die Zäpfchen auf dem ganzen Rüssel verteilt, also nicht auf die Spitze beschränkt. Bei den oft sehr unvollkommen entwickelten Rüsseln der Bombyciden wechseln beide Arten der Verteilung.

Ich habe mich vergeblich bemüht, zwischen der Zahl und Form der Zapfen einerseits und der Lebensweise und dem sonstigen anatomischen Baue des Schmetterlings andererseits nähere Beziehungen aufzufinden. Das nur kann man sagen, dass an den stark rückgebildeten Rüsseln die Zäpfchen wenig oder gar nicht entwickelt sind. Es finden sich dann an ihrer Stelle deutliche Homologa, nämlich kleine warzenartige Erhebungen, auf denen ein derbes Haar sitzt *(Antherea Pernyi* ♀, *Smerinthus ocellatus).* Das Haar ist das Homologon des Kegels, die Warze dasjenige des Zapfens. Ersterer ist lang ausgewachsen, letzterer dagegen ganz rückgebildet.

Sonderbar sind die grossen Unterschiede an Länge und Zahl der Zapfen bei oft nahe verwandten Arten. Man vergleiche z. B. die Zapfen von *Vanessa urticae* Fig. 42 mit denjenigen der nah verwandten und nur wenig grösseren *Vanessa polychloros.* Die Zapfen der letzteren Art sind beinahe doppelt so gross wie die des Nesselfalters und dabei zahlreicher (100 : 60). Wie sehr die Grössenverhältnisse

der Zapfen andere sind, als die der ganzen Tiere, zeigt der Vergleich zwischen *Arctia Caja* und *Pygaera bucephala*, *Pieris sinapis* und *Coenonympha pamphilus*, *Scoria* und *Biston betularius* (Zwei Spanner). Charakteristisch ist jedoch, dass die Zapfen verwandter Arten stets die Verwandtschaft darin zeigen, dass die Gestalt der Zapfen eine ähnliche ist; die verschiedenen Arten von *Argynnis* z. B. haben glatte Zapfen ohne alle Ausschmückung, *Pieris* hat in seinen verschiedenen Arten kurze Zapfen mit seitlichen Leisten (Fig. 50) und relativ langem Kegel, *Vanessa* hat einen Zackenkranz u. s. w.

Weitaus am reichsten ausgestattet ist von den untersuchten Arten die Rüsselspitze von *Agrotis (Triphaena) pronuba* (Fig. 53) mit zahlreichen riesigen Zapfen; am geringsten entwickelt fand ich die Organe bei sonst wohlgebildeten Rüsseln bei *Papilio Podalirius*.

Bei den Sphingiden (*Sphinx euphorbiae*, *Macroglossa stellatarum*), welche nicht rudimentäre Rüssel wie *Smerinthus* ? haben, finden sich die Zapfen in Gruben eingesenkt, aus denen sie nur mit der Kegelspitze hervorragen. Eine solche Grube steht ganz nahe der Rüsselspitze (Fig. 44).

Der feinere Bau der Zäpfchen ist meines Wissens bis jetzt noch nirgends beschrieben, genauer bekannt ist nur der chitinöse Teil. Ich habe die Zäpfchen auf Längsschnitten des Rüssels von *Vanessa Jo* und *V. urticae* untersucht, ferner auch an unzerschnittenen Rüsseln, die sich leicht selbst mit starken Vergrösserungen untersuchen lassen. Die Bilder, welche ich bei Verwendung verschiedener Methoden erhielt, stimmen nicht recht zu einander. Wohl die besten Bilder erhielt ich mit Chrompikrinschwefelsäure, welche die Kerne und Nervenfasern sehr deutlich macht. An solchen Präparaten fand ich, dass ein Nervenfaserbündel von dem Rüsselnerven sich zu jedem Zapfen abzweigt. Noch ehe dasselbe in den Zapfen eintritt, erfährt es eine starke ganglienartige Verbreiterung. Da ich die Hauptmasse der Fasern durch diese Anschwellung hindurchziehen sah, ohne sich mit den Zellen in Verbindung zu setzen, ist es mir zweifelhaft, ob hier ein Ganglion vorliegt. Ich erhielt mehr den Eindruck einer Anschwellung der Nervenscheide; jedenfalls ist die scharfe Abgrenzung der Anschwellung durch eine dünne Hülle bedingt, welche sich in die Nervenscheide fortsetzt. Das fragliche Ganglion enthält mehrere sehr grosse runde Kerne. Der austretende Faserstrang („austretend" hier im Sinne der zentripetalen Nervenleitung), ist etwas dicker als der vom Zapfen her eintretende Strang. Der Zapfen selbst enthält in seinem basalen Teile platte ellipsoidische Kerne, die der Wand nahe liegen, weiter nach dem Ende zu einige grosse runde Kerne. Mitten hindurch zieht das Faserbündel, hier sich deutlich verbreiternd, wobei die faserige Struktur erhalten bleibt. Diese Verbreiterung geht nun, wenn wir sie centrifugal verfolgen, über in einen dünnen, nicht als faserig zu erkennenden Faden von starkem Glanze, welcher, das dünnwandige, kugelförmig vorgewölbte Ende des Zapfens durchlaufend, meistens deutlich bis in den Kegel (Fig. 42) verfolgt werden kann. Letzterer hat an der Basis deutlich sichtbare Wandungen von gelbem Chitin, welche sich gegen seine Spitze hin zu einer unmessbar feinen Membran verdünnen.

Anders stellten sich die Verhältnisse dar, wenn die Präparate in Sublimat oder Müller'scher Flüssigkeit aufbewahrt waren. Der Nerv und der ganglienartige Körper im Rüssel waren dann nicht sichtbar, man sah nur einen Strang in den Zapfen eintreten und hier in eine scharf kontourierte Kugel übergehen, welche die distale Hälfte des Zapfens ganz ausfüllte. Der im Kegel endigende glänzende Faden war auch hier sichtbar, ohne dass man indessen seinen Ursprung erkennen konnte. Der ganze Zapfen nahm in letztgenannten beiden Flüssigkeiten eine dunklere Farbe an. Das eben geschilderte und in Fig. 41 wieder gegebene Bild könnte auf Schrumpfungsprozessen beruhen, ich halte daher das nach Pikrinschwefelsäurebehandlung erhaltene für das richtigere.

Auf den vorstehenden anatomischen Befund mich stützend, halte ich die Zäpfchen für Sinnes-

organe und zwar jedenfalls für vollkommene Tastapparate, denen aber Schmeck- (und Riech-?) vermögen schwerlich fehlen wird. Dass sie mechanische Bedeutung haben, zum Aufreissen der Blütenzellen und Nektarien dienen, glaube ich nicht.

Newport (221 pg. 900—902) hält diese Organe für Tastorgane, Fritz Müller (214) für Geschmacksorgane. Derjenige Forscher aber, welcher sie am gründlichsten bearbeitet hat, und sie in einer ganzen Reihe von Abhandlungen (ich zitiere nur eine) bespricht, nennt sie „Saftbohrer." W. Breitenbach will ihnen neben der bohrenden und stechenden Thätigkeit auch die Funktion des Tastens nicht absprechen. Ein bohrendes Sinnesorgan?! Breitenbach hat hauptsächlich getrocknete Objekte benützt, weil diese nach seiner Ansicht das Wesentliche ebenso wie frische und gehärtete zeigen. Das Wesentliche sind ihm also die Chitinteile, und hiedurch scheint mir die unrichtige Deutung, die er für die Organe giebt, erklärt. Er stellt sie mit chitinösen Widerhaken, die er an manchen Rüsseln gefunden hat, in eine Reihe, und nimmt für beide Organe dieselbe Bestimmung, das Aufreissen der Nektarien an.

Das erste meiner Argumente gegen diese Auffassung Breitenbach's konnte derselbe sich desshalb nicht selbst sagen, da es an trockenen Rüsseln nicht zu bemerken ist; die Zäpfchen stehen nämlich nicht etwa fest auf ihrer Unterlage, sondern sind derselben beweglich aufgepflanzt, indem weiches Chitin sie gelenkartig mit dem Rüssel verbindet. Wo die Zapfen lang sind, (wie bei *Agrotis, Biston, Vanessa polychloros, Argynnis Paphia*), stehen sie an frisch abgeschnittenen Rüsseln unordentlich durcheinander und bewegen sich bei Druck auf's Deckglas leicht und ausgiebig. Schon dies macht sie zum Bohren ungeeignet. Ferner steht der Kegel auf den Zapfen in den meisten Fällen nicht unbeweglich fest, sondern die Kuppel, welche den Zapfen abzuschliessen pflegt, und dem Kegel als Piedestal dient, ist von weichem nachgiebigem Chitin, und würde nachgeben, wenn mit dem Kegel ein Druck auf einen festen Gegenstand ausgeübt würde. Endlich der Kegel selbst ist nicht zum Bohren geeignet, da er eine ganz zarte Spitze hat; letzere ist übrigens oft ziemlich stumpf. Weiterhin ist es auch mit den Zacken (bei *Vanessa*) und Leisten mit vorspringenden Ecken, Breitenbach's „Radialplatten" (bei *Pieris, Rhodocera, Pygaera* etc.), schlecht bestellt, indem diese Gebilde besonders günstig für das Aufreissen der Nektarien sein sollen, bei zahlreichen Arten *(Argynnis)* aber vollständig fehlen. Bei diesen Faltern finden wir nur glatte Zapfen mit einem noch dazu ziemlich stumpfen Kegelchen; und doch würden die Argynnisarten nicht weniger notwendig einen Apparat zum Öffnen der Nektarien brauchen, als die anderen, wenn ein solcher Apparat überhaupt nötig wäre. Ich sehe in den Zacken und Leisten der Zapfen nur wieder eine völlig nutzlose architektonische Ausschmückung, eine „Spielerei der Natur."

Vernichtend für Breitenbach's Auffassung musste aber die Untersuchung der Rüssel einer Schmetterlingsfamilie werden, welche B. merkwürdigerweise ganz übergangen hat, der Sphingiden. Da hier die Zäpfchen in tiefen Gruben stehen, aus denen nur der Kegel herausragt (Fig. 44) und ausserdem die Zäpfchen nicht auf die Rüsselspitze beschränkt sind, sondern, in viel grösseren Abständen als bei Tagfaltern stehend, über den ganzen Rüssel verbreitet sind, ist hier an mechanische Bedeutung der Zapfen, an Bohren, nicht zu denken.

In vielen Fällen ist am Rüssel eines Tieres deutlich die Art abzulesen, wie man sich die Entstehung der Zäpfchen zu denken hat. Die Rüssel zeigen an zahlreichen Stellen, namentlich gegen die Wurzel hin, kreisrunde Lücken im dunkelbraunen gerippten Chitin, welche aus glashellem Chitin bestehen, und von einem braunen ringförmigen Wall aus Chitin umgeben sind. Aus der Mitte des hellen Chitinfeldes ragt ein Haar hervor, in anderen Fällen schon ein Gebilde, das man ebensowohl

Haar als Kegel nennen könnte. Zum Tast- oder Schmeckzäpfchen werden diese umwallten Haare (Fig. 43) nun dadurch, dass die ganze helle Chitinplatte mit samt dem Kegel oder Haare sich über die übrige Oberfläche erhebt, bis der Ring zu einem mehr oder weniger hohen Cylinder geworden ist. Oft bleiben die Zäpfchen auf einer niederen Stufe stehen, sie werden nicht einmal so hoch wie breit und stellen dann nur kleine Knöpfchen mit einem Dorne besetzt dar (*Zygaena*, *Smerinthus* ♀). Bei *Smerinthus* , wo der Rüssel zum Saugen untauglich und rudimentär ist, verlieren auch die Zäpfchen die Eigenschaft, welche sie zum Riechen und Schmecken befähigt, das zarte Ende des Kegels; statt eines Kegels finden wir ein derbes spitziges Haar.

Eine nahe Beziehung besteht, wie ich glaube, zwischen den Schmeckzäpfchen [1]) und den Endzapfen der Fühler vieler Schmetterlinge, welche ebenfalls als wesentlichen Bestandteil einen zarten Kegel zu haben pflegen, welcher auf einem zapfenartig sich erhebenden Teile des Chitinkleides der Fühler postiert ist.

Die Schmetterlingsraupen.

Ich habe nirgends Angaben über Bau und Anordnung von Hautsinnesorganen bei Raupen, welche dem Riechen oder Schmecken dienen könnten, gefunden. Früher habe ich eine kurze Notiz über die mutmasslichen Riechorgane und eine Abbildung derselben gegeben (216 pg. 41, Fig. a und b) Die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten sind geringe, nur sind bei dunklen Raupen die Chitinteile meist sehr dunkel und undurchsichtig, bei hellen Raupen dagegen fast weiss.

Ich habe untersucht: *Antherea Pernyi* (ein Atlasspinner), *Orgyia gonostigma*, *Mamestra pisi*, *Saturnia carpini*, *Macroglossa stellatarum*.

Die Fühler haben, wie bei Larven häufig, wenige langgestreckte Glieder mit ganz kahler Oberfläche. Nur das äusserste Ende trägt Sinnesorgane, zu welchen ein deutlich sichtbarer Nerv tritt, der Wand entlang laufend. (Im folgenden halte ich mich speziell an *Antherea*.) Zwei sehr lange Borsten mit ganz engem Lumen überragen die übrigen Organe weit. Diese bestehen in blassen dünnwandigen Kegeln von der für Larven ganz charakteristischen Form (Fig. 32.) Ihr längsfaseriger Inhalt ist die direkte Fortsetzung des Nerven, der vor dem Kegel eine kleine Anschwellung zeigt (wie im Schmetterlingsrüssel) ohne indessen ein deutliches Ganglion zu bilden. Ausser diesen Kegeln erhebt sich ein kugelförmiger Knopf von braunem Chitin über die Oberfläche. In ihn tritt ein Nervenzweig ein und verteilt sich an einen kleinen Kegel der beschriebenen Art und einige abgegrenzte Stellen des Chitins, welche kreisrunde dunkle Flecken darstellen, und mir mit den öfters erwähnten Gruben ohne Kegel identisch zu sein scheinen, welche bei Larven sehr verbreitet sind (vergl. Dytiscuslarve pg. 85). Ihre Funktion ist mir unklar. Die Kegel halte ich, da Tastfunktion durch die überstehenden Tastborsten für sie unmöglich gemacht wird, für Riechorgane.

Die Unterlippe besitzt weder Riech- noch Schmeckorgane, und auch der Tastsinn ist auf die Unterlippentaster beschränkt. Jeder derselben trägt zwei lange Tastborsten, in welche ein Nerv eintritt, faserig, zuvor leicht anschwellend, aber ohne ein eigentliches Ganglion. Die Unterlippe selbst trägt zwei blasse dicke Zapfen, welche indessen keine Sinnesorgane sind.

[1]) So habe ich die Zäpfchen schon in meiner früheren Arbeit pg. 39 genannt. Es soll damit nicht gesagt sein, dass sie allein dem Geschmackssinne dienen, sondern sie sind sicher daneben Tastorgane, vielleicht Riechorgane. Aber das lässt sich nicht in einem Namen ausdrücken, und der Geschmack ist hier doch wohl am wichtigsten.

Am interessantesten sind die Nervenendigungen des Unterkiefers, der hier nicht zum Beissen dient. (Fig. 65). Seitlich trägt er einen kurzen gedrungenen zweigliedrigen Taster, in welchen ein sich stark verbreiternder kräftiger Nervenstamm eintritt, um, sich wieder verjüngend, ins Endglied zu gelangen. Hier versorgt er eine Anzahl blasser stumpfer Kegel, vielleicht auch einige „Gruben ohne Kegel", welche, wenn sie von der Fläche gesehen sind, sich als je zwei gegen einander verschobene Kreise darstellen. Die Seitenwände des Tasterendgliedes sind sehr dick, seine kegeltragende Endfläche ganz dünn, von glashellem, durchsichtigem Chitin.

Der eigentliche Kiefer ist mit einigen sehr starken gekrümmten Borsten besetzt, zu deren Fuss Nerven treten. Bei *Macroglossa* sind diese Borsten stumpf, bei *Antheraea* und *Orgyia* spitzig. Die Borsten sind mit einem kleinen, etwa bis zu ihrer Mitte reichenden Lumen versehen, welches unscharf begrenzt ist. Mehrfach sah ich in demselben einen spitzigen glänzenden Stift liegen. Ob er ein Kunstprodukt war, kann ich nicht bestimmt sagen, glaube es aber kaum, weil ich die Erscheinung an einzelnen bestimmten Borsten auf beiden Maxillen in gleicher Weise beobachtete.

Zwischen den Borsten, von ihnen weit überragt, befinden sich zwei Zapfen von nahezu zylindrischer Gestalt, mit einem scharf abgesetzten, abgerundeten Spitzchen (Fig. 65, wiederholt aus meiner früheren Abhandlung, wo die Zeichnung schlecht reproduziert war). Diese Zapfen zeigen im Inneren Verhältnisse, wie ich sie sonst nirgends wiedergefunden habe. Der zylindrische Teil besteht aus dickem gelbem Chitin, welches nach vorne zu plötzlich in eine weisse durchsichtige Modifikation übergeht, welche die äussere Begrenzung des abgesetzten Endzapfens bildet. In diesem Endzapfen nun liegt, scharf gegen das weisse Chitin abgegrenzt, ein Gebilde, das am besten einem Fingerhut sich vergleichen lässt, und wieder aus gelbem Chitin besteht. Das Chitin desselben wird gegen die Kuppe zu dünner und blasser. Innerhalb dieses Fingerhutes sieht man nun den nervösen Teil des Organes endigen, bestehend aus einer längsfaserigen, durchsichtigen Masse ohne Kerne; wo sie den Fingerhut verlässt, wird sie breiter, behält aber die faserige Struktur, und erhält hier eine feinkörnige plasmatische Umhüllungsschicht.

Das auffallendste ist mir an diesen Organen, dass offenbar innerhalb der aus weissem Chitin bestehenden Hülle noch ein gelber Chitinkörper sich befindet. Ich möchte in dieser Beziehung daran erinnern, dass auch bei den Schmeckorganen am Gaumen der kauenden Insekten (*Dytiscus* Fig. 17) Verhältnisse vorkommen, die hieran erinnern. Auch dort ist nämlich in weisses Chitin eine das Nervenendorgan direkt umschliessende Schicht dunkelgelben Chitines in eigentümlicher Weise eingelagert.

Bemerkenswert ist auch bei den beschriebenen Organen der Raupen wie bei jenen der Fühler das Fehlen eines Ganglions vor dem Eintritte des Nerven in das Haargebilde.

Man schreibt den Raupen einen feinen Geschmack zu, weil sie in der Wahl der Futterpflanzen sehr feine Unterschiede machen und wählerisch sind.

G. Joseph behauptet auch das Vorkommen zahlreicher „Schmecknäpfchen": „Die Schmecknäpfchen . . . sind schon bei den Raupen so gut entwickelt, dass manche Arten lieber verhungern, als ihnen nicht schmeckende Nahrung annehmen". Ob Joseph zahlreiche Schmecknäpfchen gesehen hat, oder ihr Vorhandensein nur aus dem Benehmen der Raupen erschliesst, geht daraus nicht hervor. Ich habe an der Stelle, wo die anderen Insekten ihre Geschmackskegel besitzen, an der ventralen Seite der Oberlippe, bei Raupen stets vergeblich nach solchen gesucht.

Forel hält den Geschmack für den leitenden Sinn der Raupen. Er sagt (106 pg. 218):

„Tout le monde a vu que c'est par le goût que les chenilles reconnaissent surtout la plante qui leur convient. Quand elles ont faim, elles essaient de diverses feuilles, mais s'arrêtent bientôt jusqu'à ce qu'elles aient reçu celle qui leur convient ou celles qui leur conviennent."

Ich habe früher (216 pg. 41) die Vermutung ausgesprochen, der Geschmackssinn der Raupen sei sehr wenig entwickelt, dagegen stehe der Geruch auf hoher Stufe; ich war dazu bestimmt erstens dadurch, dass ich keine Schmeckorgane finden konnte, und zweitens weil ich glaube, dass das Benehmen der Raupen nicht die Annahme feinen Schmeckvermögens notwendig macht. Ich möchte jetzt meine Ansicht in einem Punkte modifizieren, nicht weil ich unzweifelhafte Äusserungen von Geschmackssinn gesehen hätte, sondern weil ich mich überzeugt habe, dass die von mir beschriebenen und abgebildeten Sinnesorgane, welche ich als Riechorgane deute, auch dem Geschmackssinne dienen können. Für Riechorgane hielt und halte ich die Kegel der Fühler und die der Unterkieferlade (Fig. 32, 65), unsicher bin ich betreffs der Kegel der Unterkiefertasters, welche neben dem Tastsinne vielleicht noch dem Geruche dienen. Neuerdings habe ich mich nun durch Beobachtung fressender Raupen an *Vanessa Jo* überzeugt, dass die Mundteile, speziell auch die Unterkieferlade (nicht aber die Fühler) während des Fressens in einem Flüssigkeitstropfen sich zu bewegen pflegen, welcher wohl aus dem Safte der Nesselblätter, vermehrt durch ein Mundsekret der Raupe, besteht. Die Zapfen am Unterkiefer und die Kegel am Unterkiefertaster können demnach während des Fressens nicht als Riechorgane funktionieren, da sie in Flüssigkeit und nicht in Luft sich befinden. Die Zapfen der Lade können aber auch nicht der Tastfunktion dienen, denn diese ist durch die starren Borsten ausgeschlossen. Da ich nun kaum glauben kann, dass diese Sinnesorgane während des Fressens funktionslos sein sollten, halte ich es für nicht unwahrscheinlich, dass sie zur Vermittelung von Geschmackseindrücken verwendet werden. Daran halte ich jedoch fest, dass zahlreiche Raupen die Fähigkeit besitzen, es einer Pflanze schon durch den Geruch anzumerken, ob sie ihre Futterpflanze ist oder nicht, und nach wie vor glaube ich, dass ausser den Kegeln auf den Fühlern die Sinnesorgane der Maxille die Vermittler des Geruchssinnes sind. Ich sehe durchaus keine Schwierigkeit in der Annahme, dass diese Nervenendapparate bald als Organe des Riechvermögens, bald des Schmeckvermögens dienen, und daneben vielleicht noch andere Sinnesempfindungen, die schwer kontrolierbar sind, vermitteln, etwa Temperatureindrücke und dergl.

Ich habe bei zahlreichen von mir aufgezogenen Raupen Gelegenheit gehabt zu sehen, dass sie manche Pflanzen unter keinen Umständen anbeissen, selbst wenn sie noch so hungrig sind. Dass es bei manchen Raupen und manchen Pflanzen anders ist, habe ich ebenfalls beobachtet. Diese Raupen sind vielleicht weniger wählerisch, oder der Geruch der Pflanze hatte Ähnlichkeit mit der eigentlichen Futterpflanze, und es musste erst durch Verletzung der Pflanzenzellen mittelst der Mandibeln der spezifische Duft recht zum Ausströmen kommen, ehe die Raupe ihren Irrtum bemerkt.

Die Raupen wie die pflanzenfressenden Insekten überhaupt sind insofern in einer für das Erkennen der Pflanzen sehr günstigen Lage, als sie ihre Riechorgane so ausserordentlich nahe an die Blätter heranbringen können. Es giebt schon sehr wenige Pflanzen, die dem Menschen sich nicht durch einen charakteristischen Geruch bemerklich machten, wenn man sie vor die Nase hält; wie viel mehr müssen alle Pflanzen auf die Geruchsorgane der Insekten einwirken, die ihnen auf Bruchteile eines Millimeters genähert sind, ja sie geradezu berühren können. Gerade bei Raupen lässt es sich oft gut beobachten, wie sie, auf einem Blattrande entlang kriechend, diesem von beiden Seiten ihre Maxillen ganz nahe bringen, ohne doch denselben zu berühren. Hierbei beriechen sie die Blätter offenbar.

Diptera.

Nachdem ich die *Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera* etwas ausführlich behandelt habe, will ich die folgenden Ordnungen nur ganz kurz mit Bezug auf unsere Fragen berühren.

Versuche von Hauser und besonders von Forel bestätigen, was von vorneherein nach den histiologischen Untersuchungen P. Mayer's und anderer wahrscheinlich war, dass bei den Dipteren die Fühler der Sitz des Geruchssinnes sind. Dass ein empfindliches Riechvermögen vorhanden ist, steht ausser Zweifel.

Die Organe des Geruchssinnes sind Grubenkegel, ähnlich denjenigen der Schmetterlinge. Den *Diptera brachycera* eigentümlich sind die grossen zusammengesetzten Gruben mit vielen Kegeln, welche schon mehrfach beschrieben sind. Ich habe oben darauf hingewiesen, dass diese zusammengesetzten Gruben, welche eine blasenförmige Einstülpung des Fühlers mit nur enger Mündung bilden, zum Riechen eigentlich wenig geeignet scheinen, da die Gerüche schwer zu den perzipierenden Organen hineindringen können. Erst die rasche Bewegung des Fliegens macht die Bedingung für Riechfunktion dieser Gruben günstiger. Dass neben den zusammengesetzten Gruben noch kleine einfache Grubenkegel sich finden, spricht nicht gerade gegen Riechfunktion eines der beiden Teile. Immerhin hat sich mir bei Betrachtung der grossen Gruben, etwa an *Eristalis tenax*, die Überlegung aufgedrängt, dass vielleicht diese Gruben mit den flaschenförmigen Gruben der Schmetterlingstaster in Beziehung zu setzen seien. Hier wie dort scheint es mir der Überlegung wert, ob man nicht eher an Hör- als an Riechapparate zu denken hat. Die Nervenendigungen in den Schmetterlingstastern halte ich zum Riechen für gänzlich ungeeignet, bei den Dipterengruben möchte ich es im Zweifel lassen, da ich keine Schnitte durch dieselben untersucht habe. Die einfachen Gruben sind bei den von mir untersuchten Brachyceren so zahlreich, dass es nicht nötig erscheint, auch noch die grossen Gruben zu den Riechorganen zu zählen.

Wenn man nicht darauf ausgeht, die Histiologie des nervösen Endapparates zu untersuchen, sondern nur über Zahl und Anordnung der Sinnesorgane sich unterrichten will, erreicht man dies wieder viel leichter und bequemer als durch mühsame Schnittserien durch die schon oben erwähnte Methode der Entfärbung mit warmer Chrompikrinschwefelsäure, welche gerade bei den Brachyceren ausgezeichnete Resultate giebt. Die dunklen *Eristalis*-fühler sind in kurzer Zeit farblos und durchsichtig.

Betreffs der Fühler von *Tipula* konnte ich die Angabe von vom Rath bestätigen, dass auf dem zweiten und dritten Gliede sich zahlreiche einfache Gruben mit Kegel finden, auf den späteren Gliedern immer weniger. Ganz ähnlich bei *Ctenophora*.

Bei *Culex pipiens* ♂ fand ich an den buschigen Fühlern keine einzige Riechgrube, dagegen auf der schlanken Verlängerung des Fühlers blasse gekrümmte Haare, zweifellos die Riechorgane darstellend. Die Weibchen der Culiciden, welche uns in Sommernächten in unangenehmer Weise daran erinnern, dass sie selbst in vollständig dunklem Zimmer unsere unbekleideten Körperteile zu finden wissen, jedenfalls mit Hilfe des Geruches, besitzen dementsprechend recht zahlreiche Riechorgane, weit zahlreichere als die Männchen, welche an den nächtlichen Beutezügen der Weibchen keinen Teil nehmen. Die blassen gekrümmten Riechhaare, zwischen längeren zarten Fühlhaaren stehend, finden sich beim Weibchen auf dem ganzen Fühler, beim Männchen nur auf dessen letzten Gliedern. Sie sind so zart und blass, dass sie sich leicht der Beobachtung entziehen, besonders wenn die Fühler in Canadabalsam liegen. In Fig. 66 habe ich derartige Riechhaare von *Culex* ♀ gezeichnet.

Erwähnen muss ich noch, dass die Schwingkölbchen oder Halteren der Dipteren als Geruchsorgane ausgesprochen worden sind (Hicks), wohl desshalb, weil sie bei ihrer raschen Vibration mit etwa in der Luft verteilten Riechstoffen besonders ausgiebig in Berührung kommen müssen. Heutzutage ist diese Anschauung nicht mehr aufrecht zu erhalten, ebensowenig, glaube ich, die Deutung der Halterensinnesorgane als Hörwerkzeuge. Viel ansprechender scheint mir die Deutung Weinland's, wonach diese sensiblen Apparate zur reflektorischen Steuerung des Fluges mithelfen.

Dipterenlarven.

Von diesen untersuchte ich experimentell und histiologisch die im Wasser lebende Larve und Puppe von *Culex pipiens*. Der Erfolg chemischer Reizungen war gleich Null, die Tiere sind sehr wenig empfindlich, sowohl gegen Gerüche wie gegen Geschmäcke. Dem entspricht es, dass ich an diesen Tieren keine Stelle gefunden habe, welche Sinnesorgane trägt, die zur chemischen Sinnesthätigkeit geeignet erscheinen könnten. Überall, speziell auch an den Fühlern, nur lange braungelbe Fühlhaare. Der leitende Sinn scheint der Gesichtssinn zu sein.

Eine andere Dipterenlarve (*Stratiomys*) ist in ganz überraschendem Masse unempfindlich gegen chemische Reize; ich konnte überhaupt mit keinem chemischen Reizmittel eine Reaktion erzielen. Der Geschmack fehlt hier offenbar gänzlich. An diesen Tieren erlebte ich ein seltenes Beispiel von Lebenszähigkeit: Ein Exemplar lebte in Müller'scher Flüssigkeit nach 4 Stunden, 3 andere in 80% Alkohol gelegte Exemplare machten hierin 2 Stunden lang Bewegungen ganz der Art, als ob sie im Wasser lägen. Jetzt spaltete ich jedem durch einen Schnitt ein Körpersegment, damit der Alkohol eindringen könne. Das geschah auch, die Weichteile der angeschnittenen Stelle gerannen sofort. Trotzdem lebten die Tiere noch 2½ Stunden, also im ganzen 4½ Stunden in 80% Alkohol! Erst in der letzten halben Stunde wurden die Bewegungen schwächer.

An den Mundteilen dieser Larve konnte ich ausschliesslich starre, krallenförmig gekrümmte Haare finden, nichts, was einem Schmeckorgane gliche.

Pseudoneuroptera.

Die Ausbildung der Fühler und der auf ihnen befindlichen Sinnesorgane schwankt in dieser Ordnung ganz bedeutend.

Aus der Familie der *Physopoden* habe ich eine wahrscheinlich der Gattung *Heliothrips* angehörige Form untersucht, welche im August 1893 auf der Insel Norderney plötzlich in Millionen auftrat (wahrscheinlich durch den herrschenden Südwind vom Festlande herüber verschlagen), und nur 1 mm an Länge misst. In Fig. 59 habe ich eine Antenne dieses Tieres abgebildet. Die 2 Endglieder tragen nur Haare, die 4 vorhergehenden Glieder je einen blassen leicht gebogenen Zapfen an ihrem distalen Ende. Der Zapfen ist am viertletzten Gliede kleiner als auf den übrigen, erhält deutlich sichtbar einen Nervenzweig, und besteht aus ganz zartem Chitin. Höchst wahrscheinlich sind dies Riechorgane.

Perla bicaudata. Die Fühler werden zweckmässig mit Chrompikrinschwefelsäure entfärbt. Die einzigen Sinnesorgane, die ich gefunden habe, sind zahlreiche gewöhnliche Fühlhaare, die nach aussen leicht gekrümmt sind. Die Fühlerglieder gleichen sehr jenen von *Forficula* (s. u.) Gruben und Kegel habe ich nicht gefunden, überhaupt keinerlei Riechorgane. In den Fig. 62 und 63 habe ich ein Fühlerglied der *Imago* von *Perla* neben ein solches von der Larve gestellt, wovon näheres unten.

Ephemera vulgata scheint des Geruchssinnes völlig zu entbehren; da das ausgebildete Insekt gar keine Nahrung mehr aufnimmt, sondern seine ganze Beschäftigung in der Vollziehung der Begattung beruht, ist eine mangelhafte Ausstattung mit Sinnesorganen wohl erklärlich. Zur Erfüllung jenes Lebenszweckes scheint der Gesichtssinn auszureichen.

An den Fühlern an *Ephemera* kann man sehen, welchen einfachen Bau ein solches Organ annimmt, wenn ihm die Funktion fehlt. Der ganze Fühler trägt kein einziges Sinnesorgan, nicht einmal ein Fühlhaar, geschweige denn eine Geruchsgrube, stellt vielmehr einen kahlen kurzen Dorn dar.

Von Libellen untersuchte ich mehrere Arten von *Aeschna* und *Calopteryx virgo*. Beide Gattungen besitzen an den kurzen dünnen Fühlern die schon von früheren Autoren erwähnten Grubenkegel, jedoch in geringer Anzahl, namentlich *Calopteryx*. Der Gesichtssinn scheint bei diesen Raubtieren durchaus der leitende Sinn zu sein. Das Geschmacksorgan ist auffallend gut entwickelt, wovon unten Näheres.

Neuroptera.

Von den echten Neuropteren habe ich nur *Chrysopa* untersucht. Die drei Autoren, welche sich über die Antennalorgane dieses Tieres geäussert haben, stimmen schlecht überein. Leydig fand zwischen den zahlreichen Fühlhaaren Gruben ohne Kegel, Hauser gebogene blasse Zapfen oder Kegel am distalen Ende der Glieder, Kräpelin äusserst zarte Haare auf einem gewaltigen Porenkanal. Den Befund von Hauser und von Kräpelin kann ich bestätigen, nicht den von Leydig. Kräpelin hat nicht dieselben Organe wie Hauser abgebildet, beide bestehen vielmehr nebeneinander, und zwar, da sie auf den sehr zahlreichen Fühlergliedern sich immer wiederholen, ist ihre Zahl eine bedeutende.

Larven der Neuroptera und Pseudoneuroptera.

Von den Neuropteren und Pseudoneuropteren sind uns für die vorliegende Untersuchung die wasserbewohnenden Larven vorzugsweise interessant. Von Wert wird es auch sein, Vergleichung vorzunehmen zwischen der wasserbewohnenden Larve und der luftbewohnenden Imago, woraus sich einiges für das Verständnis des Wertes der einzelnen Sinnesorgane ergeben wird.

Ich experimentierte zunächst mit Larven von **Libellula depressa** und **Aeschna cyanea**. Von letzteren verwendete ich eine sehr grosse Zahl, unter welcher namentlich die jüngeren Exemplare ganz übereinstimmende Resultate gaben. Die trägen älteren Tiere und die unbeholfenen *Libellula*-Larven reagierten unsicher.

Leitender Sinn ist ganz entschieden der Gesichtssinn. Er ist es, welcher die Larven veranlasst, ihre Beute zu ergreifen, jedoch auch nur dann, wenn dieselbe sich bewegt. Nach ruhig liegenden Gegenständen sah ich die Larven nie schnappen. Um so sicherer thun sie dies jedoch, in bekannter Weise ihre „Maske“ vorschnellend, wenn ein Gegenstand vor ihrem Kopfe vorbeibewegt wird, leichter wenn der Gegenstand dunkel als wenn er hell gefärbt ist. Nach einem durchsichtigen Glasstabe schnappen die Tiere nur selten. Dies ist wichtig, weil damit erwiesen ist, dass der Gesichtssinn und nicht der mechanische Sinn es ist, welcher dem Tiere die wirksame Nachricht von der bewegten Beute gab. Würde ihm diese Nachricht durch Vermittelung des bewegten Wassers und seiner mechanischen Sinnesorgane zukommen, so müsste die Farbe, überhaupt das Aussehen des bewegten Objektes gleichgiltig sein. Dass der chemische Sinn bei Wahrnehmung der Beute aus dem Spiele bleibt, geht daraus klar hervor, dass die Larve wahllos geniessbare und ungeniessbare, auch geschmack-

lose und ihr schlecht schmeckende Gegenstände mit Sicherheit ergreift. Erst wenn sie dieselben in den Mund bekommt, tritt der chemische Sinn in sein Recht. Von ihm existiert also nach bisher von mir verwendeter Bezeichnungsweise nur die dritte Phase.

Die Fühler sind auf die Wahrnehmung der Beute ohne Einfluss, ihre Entfernung hat keine merkliche Wirkung auf das Tier. Auch der Geschmackssinn sitzt nicht in ihnen. Die Fühler ergeben sich als geringwertige Gebilde auch durch die anatomische Untersuchung; sie tragen nur wenige lange dünne Haare, keine Gruben, keine Kegel.

Chemische Reizungen sind am ganzen Körper von äusserst geringer Wirkung, meist sogar ohne jede sichtbare Wirkung. Mit andern (niederen) Tieren von ähnlicher Unempfindlichkeit teilt die Aeschna-Larve die Eigentümlichkeit, durch Alkohol und ähnliche Mittel auffallend langsam getötet zu werden. Je feiner der chemische Sinn eines (niederen) Tieres ist, desto rascher stirbt dasselbe im allgemeinen in chemisch differenten Flüssigkeiten. Man könnte daran denken, die Organe des chemischen Sinnes seien wegen ihrer zarten Membran vielleicht besonders günstige Eintrittspforten für die vernichtende Flüssigkeit, und wo sie fehlten, könnten diese schwer eindringen. Für zutreffender halte ich die Auffassung, dass nicht die Widerstandsfähigkeit Folge des Mangels an Sinnesorganen sei, sondern umgekehrt die mangelhafte Entwicklung von Sinnesorganen durch den gegen äussere Einflüsse widerstandsfähigen Körperbau bedingt ist. Schützt das Integument das Tier in hinreichender Weise gegen chemische Reize, so braucht es nicht mit Empfindungsorganen ausgestattet zu sein, welche dem Tiere Kenntnis von der Gegenwart eines differenten Stoffes geben.

Ähnliche Beispiele von Widerstandsfähigkeit zum Teil noch viel höheren Grades sind: *Ranatra linearis, Nepa cinerea,* viele Dipterenlarven (vergl. pg. 117), Spinnen, *Gordius aquaticus.*

Das Schmeckvermögen der Libellenlarve ist zwar ein sehr stumpfes, aber immerhin nachweisbares und ist auf die gewöhnlichen Insektenschmeckorgane am Gaumen zurückzuführen. Äusserungen dieses Schmeckvermögens lassen sich nur bei unangenehm (besonders bitter) schmeckenden Stoffen bemerken, indem diese aus dem Munde entfernt werden. Danach wird gewöhnlich die Maske etwas vorgestreckt und bewegt, wohl um die Schmeckorgane durch Zuströmen frischen Wassers zu reinigen. Diese angegebenen Wirkungen traten ein, wenn ich Fleischstückchen oder Filtrierpapierbällchen mit Lösung von Strychninnitrat 1 : 150 tränkte (auch mit Holzessig). Ich habe öfters in folgender Weise den Versuch angestellt: Vier kleine Aeschna-Larven erhielten je ein kleines Stück Fleisch; das eine Fleischstück war rein, die drei anderen hatten 2—3 Minuten in der Strychninlösung gelegen. Alle vier Tiere bissen mit Sicherheit in das vor ihnen hin- und herbewegte Fleisch und kauten daran. Die drei bitteren Stücke wurden nach kurzem Kauen verlassen, es traten dann die Reinigungsbewegungen ein; das reine Fleischstück wurde dauernd festgehalten. Chininsulfat scheint weniger empfunden zu werden, wenigstens sah ich grosse Aeschnalarven Fliegen *(Musca, Calliphora),* die mit Chininbisulfatlösung 1 : 80 injiciert waren, oder Chininsulfat in fester Form im Abdomen hatten, stundenlang im Munde halten. Fleisch, das mit Tinte getränkt war, wurde (allerdings von den weniger wählerischen grossen Exemplaren) durchaus nicht verschmäht.

Das auch anatomisch konstatierte Fehlen äusserer Schmeckorgane zeigt sich auch darin, dass Fleischsaft und Zuckerlösung niemals eine Beute vortäuschen und desshalb Reaktionen hervorrufen, etwa analoge Greifbewegungen wie bei *Dytiscus.* Sicherlich giebt es auch keine anderen Stoffe, die in dieser Weise wirksam wären, die Organe zur Perception fehlen eben gänzlich.

Die Larven von **Perla** und **Chloroperla** habe ich nur anatomisch untersucht und zwar um ihre Sinnesorgane mit denen der Imago zu vergleichen. Man betrachte die Figuren 62 und 63, welche

entsprechende Fühlerglieder von der Imago und der Larve von *Perla* darstellen. Die der Imago besprach ich schon oben. Charakteristisch ist die grosse Zahl einfacher Fühlhaare. Die Larve besitzt Haare am Vorderrande der Glieder, besonders der gegen die Fühlerbasis zu gelegenen Glieder (Fig. 64), während bei den späteren an ihre Stelle breite ruderförmige Haare treten, ähnlich denen am Vorderrande des Kopfes der *Dytiscus*-Larven, nur mit einem deutlicheren Lumen versehen. Zwischen diesen Ruderhaaren stehen, wie die stärker vergrösserte Figur 64 zeigt, auf jedem Gliede mehrere Organe, welche sich aus einer Anzahl büschelförmig zu einem Kreise angeordneter Haare zusammensetzen; innerhalb des Kreises glaube ich ein spitziges Kegelchen zu sehen, bin aber der Sache nicht ganz sicher. Bestätigte sich dies, so hätten wir es offenbar mit Grubenkegeln zu thun, ganz analog denjenigen der Spanner, Spinner und Kleinschmetterlinge, nur mit dem Unterschiede, dass der bei den Schmetterlingen sich findende Borstenkranz um den Kegel herum hier bedeutend verlängert wäre. Das Organ würde dann zweifellos dem chemischen Sinne zugehören.

Etwas ähnliches wie diese Organe finde ich bei den ausgebildeten Tieren an keiner Stelle.

Die bisher genannten Organe, gewöhnliche Haare, Ruderhaare, Büschelhaare nehmen ausschliesslich den distalen Rand jedes Gliedes ein. Die Fläche jedes Gliedes trägt dagegen ziemlich zahlreiche kleine Organe, die bald das Aussehen kleiner Grubenkegel haben, bald mehr an die kelchförmigen Organe der *Dytisciden* erinnern. Wegen ihrer Kleinheit sind sie schwer genauer zu untersuchen. Sie finden sich auch bei *Chloroperla*, doch hier viel weniger zahlreich, fehlen dagegen auf der Schwanzgabel von *Chloroperla*. Diese trägt nur Haare. Jene kleinen Organe am Fühler sind wohl als dem mechanischen Sinne zugehörig zu betrachten. Teleologisch betrachtet, ist offenbar die Bestimmung dieser Organe wie der Haare am Fühler der Imago die, durch den Druck des umgebenden Mediums, Wasser bezw. Luft, in Thätigkeit versetzt zu werden, sei es, dass das Tier seine Lage in dem Medium aktiv verändert, oder dass das sich bewegende Medium (bewegtes Wasser, Luftströmung) an dem Tier vorbeiströmt. In beiden Fällen wird das an der Körperoberfläche befindliche Sinnesorgan mechanisch gereizt werden. Da der Widerstand der Luft ein viel kleinerer ist als der des Wassers, muss bei den luftlebigen Tieren die Zahl der Perceptionsorgane grösser sein, als bei Wassertieren, wenn gleich sicher ein Reizeffekt erzielt werden soll. Ausserdem ist die Einwirkung des mechanischen Reizes auf das Nervenende dann eine leichtere, wenn der Luftstrom auf das als langer Hebelarm wirkende Haar drückt. Beide Bedingungen finden wir bei der luftlebigen Imago erfüllt, eine grosse Zahl von Nervenendigungen ausgerüstet mit Haaren. Die im Wasser lebende Larve dagegen besitzt weniger zahlreiche und kegelförmige oder knopfförmige Sinnesorgane. Ähnliche Unterschiede lassen sich auch sonst mehrfach zwischen Land- und Wasserinsekten wahrnehmen. Dem Fühler von *Perla* sieht man es ohne weiteres an, dass er keinem Wasserinsekt zugehört, umgekehrt wüsste ich kein Luftinsekt, das ähnliche Bilder lieferte, wie die *Perla*- und *Chloroperla*-Larve.

Die Larve von *Perla* besitzt ausser an den Fühlern noch an anderen Stellen erwähnenswerte Sinnesorgane. Z. B. die Spitze des inneren Kiefertasters (Fig. 5) trägt eine Art dünnchitinisierter Kegel. Es besteht hier ein ganz analoges Verhältnis zwischen Maxille und Maxillentaster, wie bei den Dytisciden (s. o. pg. 83). Der letztere hat nahezu die Länge des ersteren und stellt dessen sensiblen Begleiter dar. Ein Unterschied gegen *Dytiscus* besteht darin, dass bei *Perla* der im übrigen dickwandige Taster eine zarte Kuppe hat, bei *Dytiscus* bis zum Ende starr ist. Die in der Fig. 5 abgebildeten Organe auf der Tasterkuppe dürften sich in die Funktionen des Tastens und Schmeckens in sofern teilen, als die Haare dem Tastsinne allein, und die Kegel wohl vorzugsweise dem Geschmacke dienen mögen.

Am Kiefertaster und dem Kiefer selbst sah ich mehrfach die öfters oben erwähnten rätselhaften „Gruben ohne Kegel.“

Leicht können Sinnesorgane vorgetäuscht werden durch die in Fig. 61 abgebildeten blassen Kegelchen, welche in grosser Zahl die Unterlippe, Fläche und Rand, bedecken. Überragt von feinen starren Haaren, scheinen sie Schmeckwerkzeugen ganz ähnlich. Bei genauer Untersuchung sieht man indessen, dass man gar keine Sinnesorgane, sondern einfache Chitinerhebungen vor sich hat, welche nicht innerviert sind.

Lippentaster und äusserer Kiefertaster tragen ausser einigen Haaren und kleinen ziemlich dickwandigen Kegeln einen charakteristischen Zapfen mit schräg abschneidender Endfläche, welch letztere ganz zart und blass ist.

In allem stellt *Chloroperla* (Larve) ein verkleinertes und vereinfachtes Abbild von *Perla* dar.

Die Unterschiede an den Mundteilen der Imago und Larve sind auch wieder bedeutende. Während die Glieder der Taster bei der Larve völlig kahl sind, sind diejenigen der Imago mit Haaren dicht besetzt. Auch die Sinnesorgane am Ende der Taster sind verschieden. Während, wie erwähnt, bei dem Tasterende der Larve der Zapfen charakteristisch ist, fehlt ein solcher bei der Imago. Nur wenige kleine Kegel, darunter einige kurz und plump gebaute, finde ich bei dieser. Dagegen besitzt die Imago auf der Oberseite und am Vorderrande ihrer Lippe ziemlich zahlreiche Grubenkegel, die ich dem Geschmackssinne zuzählen möchte.

Bei Larven von *Chloë diptera*, ebenfalls im Wasser lebend, sah ich an den schlanken Fühlern nur wenige dünne Haare. An den Mundteilen konnte ich Geschmacksorgane nicht auffinden.

Orthoptera.

Ich beschränke mich hier auf einige Angaben über *Forficula auricularis.* Bei diesem Tiere sind wohl die Fühler als die hauptsächlichsten Riechwerkzeuge anzusehen.

Versuche an Forficula.

Die Methode der Feststellung des Riechorganes mittelst starker Riechstoffe, die unter Umständen, so bei den Hymenopteren, recht gute Resultate giebt, scheint mir bei den Orthopteren mit noch mehr Vorsicht angewendet werden zu müssen, als bei anderen Klassen, da man, wie dies Graber gezeigt hat und wie man jederzeit leicht bestätigen kann, bei diesen Tieren mittelst stark riechender Stoffe an jeder beliebigen Stelle Empfindlichkeit für chemische Reize nachweisen kann. Woher dies kommt, ist nicht zu sagen, aber die Thatsache ist dadurch eklatant erwiesen, dass Küchenschaben *(Periplaneta)* selbst ohne Kopf auf Gerüche reagieren (Graber). Auch die Schwanzanhänge *(Gryllotalpa)* sind zuweilen sehr empfindlich. Dass man aber durch geeignete Methoden und bei Verwendung sehr kleiner Mengen des stark riechenden Stoffes trotzdem gute Resultate erhalten kann, haben mir gerade Versuche an *Forficula* deutlich gezeigt. Lebhafte Exemplare dieser Art pflegten in runden grossen Glasschalen fortwährend am Rande entlang herumzulaufen. Ich konnte nun oben am Rande, an einer Stelle, die sie nicht berühren konnten, ganz kleine Tröpfchen einer stark riechenden Substanz anbringen (Nelken-, Rosmarin-, Lavendelöl, Kreosot, Schwefelkohlenstoff), oder auf den Boden einen kleinen Kristall von Naphthalin oder Campher bringen. Während man dem unverletzten ruhenden Tiere derartige Riechstoffe auf 1 cm nähern muss, um eine Reaktion (Zurücklegen der

Fühler, Reinigung derselben mittelst Mund und Tastern) zu erzielen, kehren die Tiere beim Laufen in den meisten Fällen 5—6 cm vor der Reizquelle um, oder machen Halt, bewegen Fühler und Taster, ziehen auch wohl erstere zur Reinigung durch den Mund. Es genügt also hier wirklich schon ein sehr schwacher Reiz, um deutlich zu wirken. Anders wenn die Fühler abgeschnitten sind, oder mit Paraffin überzogen sind: nur wenige der so behandelten Tiere unternehmen den gewöhnlichen Kreislauf in der Glasschale, und diese laufen dann unter dem Reizstoffe ganz unbeirrt durch. Vor Naphthalinkristallen schreckten sie zuweilen zurück, das thun sie aber, wie ich mich vorsichtshalber überzeugte, auch vor gleich grossen reinen Glasstückchen. Einzelne krochen auf grössere plattenförmige Naphthalinkristalle ruhig hinauf, was unverletzte Tiere nie thaten.

Die Reaktion auf einen mit ätherischen Ölen befeuchteten und dicht vorgehaltenen Glasstab trat aber nach wie vor ein, ein Zeichen dafür, dass man in der Dosierung des Reizes sehr vorsichtig sein muss. Die Gewohnheit der *Forficula*, bei Einwirkung unangenehmer Gerüche die Fühler durch den Mund zu ziehen und zu reinigen, spricht entschieden dafür, dass die hiebei ins Spiel kommende Sinnesthätigkeit ihr Organ in den Fühlern besitzt. Ich nehme keinen Anstand, nach den mitgeteilten Versuchen diese Sinnesthätigkeit als ein wahres Riechvermögen zu bezeichnen, auch wenn der Nachweis nur durch Abstossungsreaktionen erbracht ist. Anziehungsreaktion ist schwer bei *Forficula* zu erzielen. Hatten Exemplare mit und solche ohne Fühler an Fleischstückchen gefressen, und wurden diese ihnen nun weggenommen und in einiger Entfernung hingelegt, so zeigten sich die fühlerlosen Individuen beim Aufsuchen des Fleisches stets viel ungeschickter als die unverletzten. Das Verhalten beider bot aber nichts genügend charakterisches, um für oder gegen die Annahme zu sprechen, dass der durch den Verlust der Fühler geschädigte Sinn gerade der Geruch sei.

Ich habe die Fühler von *Forficula* auch anatomisch untersucht. Für die Organe des Riechens dürften wohl die zahlreichen kurzen blassen Haare zu halten sein, welche untermischt mit gelben derben Fühlhaaren stehen, von letzteren weit überragt. Neben diesen Haaren, welche vom Rath nicht ganz passend „auf der Fläche stehende Sinneskegel“ nennt, kommt noch eine andere interessante Gattung von Organen in geringer Zahl vor, die vom Rath entgangen ist, dagegen, wie es scheint, von Leydig gesehen wurde. Am besten untersucht man sie am unzerschnittenen Fühler. Diese Organe liegen in der Zahl 1—3 nahe dem distalen Ende jedes Fühlergliedes, und sehen aus, wie Fig. 70 zeigt. Man hat durchaus den Eindruck völlig geschlossener Kapseln, welche der Fühlerwand eingelagert sind und einen auf einer kleinen Kuppel stehenden zierlichen Kegel enthalten. Und in der That ist die dem Kegel gegenüberliegende Wand, die Decke der Grube, völlig geschlossen, dagegen besitzt die Grube einen ziemlich weiten seitlichen Zugang. Nur mit Hilfe einer starken Immersionslinse gelang es mir, dies festzustellen.

Ähnliche Organe, wohl ebenfalls dem Geruchssinne dienend, kommen nach mehrfachen Angaben auch bei anderen Orthopteren vor.

Die Taster von *Forficula* sind von vom Rath beschrieben; sie lassen sich ihrer hellen Farbe wegen ausgezeichnet untersuchen. Ich will hier nur erwähnen, dass auch bei diesem Vertreter der Orthopteren an Tastern und Mundteilen sich in beträchtlicher Zahl die mehrfach erwähnten rätselhaften Gruben ohne Kegel finden, z. B. an der Maxille. Diese hat wie bei *Dytiscus* u. a. einen „sensiblen Begleiter“ in ihrem inneren Kiefertaster, welcher an seiner ausgehöhlten Endfläche blasse Kegelchen trägt, die dem Geschmackssinne dienen könnten.

Die eigentlichen Geschmacksorgane im Munde der Orthopteren werden unten im Zusammenhange mit den übrigen Ordnungen abgehandelt.

Rhynchota.

Von den Rhynchoten untersuchte ich einige im Wasser lebende Formen, *Notonecta glauca* und deren Larve, *Naucoris cimicoides*, *Nepa cinerea*, *Ranatra linearis*.

Riechorgane und Riechvermögen scheinen diese Tiere auch für die Zeit ihres Ausserwasserlebens nicht zu besitzen. Die Fühler z. B. von *Naucoris* tragen ausschliesslich lange Haare. Dagegen glaube ich Geschmacksorgane bei diesen Tieren annehmen zu dürfen.

An der Spitze des Rüssels von *Pyrrhocoris apterus* beschreiben Kräpelin und vom Rath jederseits eine Gruppe kleiner Kegel, letztgenannter Autor bildet dieselben ab.

Ich habe, aufmerksam gemacht durch ein unten zu beschreibendes Experiment an *Notonecta*-larven, die Rüsselspitze dieses Tieres, sowie der oben genannten anderen Rhynchoten untersucht, und an allen Sinnesorgane gefunden, welche offenbar jenen von *Pyrrhocoris* homolog sind. Auch bei Landwanzen habe ich ähnliches gesehen (Baumwanzen).

Fig. 67 zeigt die Rüsselspitze mit eingezogenem Stachel. Um den mittleren Zapfen sichtbar zu machen, sind durch Druck auf das Präparat die beiden seitlichen Zapfen auseinandergedrückt. Die letzteren tragen an ihrem Ende je eine Gruppe (Fig. 68) von Grubenkegeln; die Kegel sind zum Teil fast vollständig in die Gruben versenkt, einige ragen aus denselben merklich hervor. Ob die Kegel alle hohl oder massiv sind, ist wegen ihrer Kleinheit schwer zu sagen, einige sind sicher hohl, vom typischen Bau der Geschmackskegel. Eine Besonderheit dieser Gebilde ist es, dass die Wand des zum Kegel gehörigen Porenkanals von dunkelbraunem Chitin gebildet ist, welcher sich gegen das helle Chitin der Umgebung scharf abhebt. Ich hebe dies hervor, weil diese scheinbar so unwesentliche Eigenschaft sich bei so vielen Insektenschmeckorganen wiederholt (*Dytiscus*, Fig. 17).

Bei den grösseren unter den Kegeln, welche sich deutlich als hohl erkennen lassen, ist ganz auffallend scharf kontouriert ein glänzender Strang zu sehen, welcher aus dem Porenkanal in den Grubenkegel eintritt und bis in dessen Mitte zu verfolgen ist. Natürlich ist die feinere Untersuchung dieser Organe nur mittelst Ölimmersionssystem zu machen.

Zwischen den zwei soeben beschriebenen Seitenteilen der Stachelscheide in der Mitte befindet sich ein runder Chitinzapfen (Fig. 67), der etwas weniger weit vorragt, und in zarten blassen Fransen endigt. Bei *Notonecta* sieht er wie ein Sinnesorgan aus, der Vergleich mit *Nepa* macht seine Sinnesorgannatur unwahrscheinlich, denn hier ist der Zapfen viel gröber gebaut und scheint kein Nervenendorgan zu enthalten.

Bei *Nepa*, *Naucoris* und *Ranatra* finden sich ganz dieselben Gruppen von Grubenkegeln. Doch ist es mir bei diesen Tieren nicht gelungen, zu sehen, ob die Kegel ein Lumen besitzen. Bei *Nepa* hatte ich im Gegenteil den Eindruck massiver Kegel, was ganz gut damit stimmen würde, dass bei diesem Tiere das äussere Schmeckvermögen sehr schwach entwickelt ist. Die Organe, die bei der lebhaften *Notonecta* wohl Wechselsinnesorgane des mechanischen und des chemischen Sinnes sind, haben zwar ihre Homologa bei *Nepa*, sind aber bei diesem stumpfsinnigen trägen Tiere nur zu den einfacheren Organen des mechanischen Sinnes geworden.

Die landbewohnenden Baumwanzen besitzen an ihrer Rüsselspitze dieselbe Organgruppe in sehr guter Ausbildung, jedoch sehen die Organe hier wesentlich anders aus (Fig. 69): Eine Anzahl brauner, derber Zäpfchen, gegen die stumpfe Spitze hin heller und zarter; mehrere glashelle Borsten; zwischen diesen, jedenfalls dem mechanischen Sinne angehörigen Organen versteckt zahlreiche kleine.

zarte, blasse Kegelchen, welche vor mechanischer Berührung infolge des Überragens der Tastzäpfchen geschützt sind und dem Geschmackssinne dienen werden.

Versuche an Notonecta-Larven.

Was mich zur Untersuchung der Rüsselspitze veranlasste, war die Beobachtung, dass die für gewöhnlich, den Bauch nach oben, an der Wasserfläche hängenden Larven von *Notonecta*, während sie durch alle mechanischen und durch stärkere chemische Reize sofort in die Tiefe des Wassers gejagt wurden, sich gegen Zuckerlösung in besonderer Weise verhielten. Ich liess, wenn das Tier so, den Schnabel an der Brust angelegt, ruhig lag, aus einer fein zugespitzten Glasröhre starke Zuckerlösung oder schwache Saccharinlösung über dem Kopfe des Tieres in ganz kleiner Menge zufliessen. In seltenen Fällen erfolgte Flucht, wie es bei schwachen Säurelösungen und starken Chloralhydratlösungen stets der Fall war. In den andern Fällen aber wurde der Schnabel vom Körper abgehoben und senkrecht zu dessen Längsaxe gestellt. Dann fuhr der feine Stachel aus seiner Scheide heraus, entweder um einige Sekunden ausgestreckt zu bleiben, oder (häufiger) um in raschen Wiederholungen mehrmals blitzschnell aus- und eingezogen zu werden.

Ich weiss diese Reaktion nicht recht zu deuten; ist es eine Äusserung von Unlust- oder Lust-Empfindung? Im ersteren Falle wäre die Benützung des Stachels eine Abwehrmassregel gegen einen empfundenen Reiz. Hiefür könnte sprechen, dass die beschriebene Reaktion zuweilen auf schwache Chloralhydratlösungen ebenfalls eintritt, welche sonst von Tieren unangenehm empfunden werden. Freilich pflegt auch Saccharin sonst in unangenehmer Weise zu reizen und geflohen zu werden. Die Notonectalarven flohen nie vor Saccharin, dagegen scheint Chloralhydrat ihnen auf die Dauer unangenehm zu werden, denn nach mehrmaligem Ausstrecken des Stachels pflegten die Larven in die Tiefe zu entfliehen. Da vor schwachen Säuremischungen und mechanischem Reize die Tiere stets entflohen, halte ich es für wahrscheinlicher, dass das Aufrichten des Rüssels und das Ausstrecken des Stachels ähnlich zu deuten ist, wie die Greif- und Beissbewegungen der Schwimmkäfer als Reaktion auf Fleischsaft und Zucker. Wahrscheinlich täuscht der Geschmackseindruck in beiden Fällen dem Tiere eine Beute vor, welche der Schwimmkäfer ergreifen, der Rückenschwimmer anstechen zu können glaubt. Vielleicht erfolgen dabei Saugbewegungen, wie bei Schnecken als Reaktion auf Zucker.

Nepa, *Ranatra*, *Naucoris* zeigten das hier beschriebene Verhalten nicht, *Naucoris* vielleicht nur deshalb nicht, weil sie nicht den Mund nach oben kehrt und deshalb die Reizung der äusseren Schmeckwerkzeuge nicht gelingt. Sie ist sonst sehr lebhaft und reagiert auf mechanische Reize prompt. *Nepa* und *Ranatra* sind hochgradig stumpfsinnig, reagieren selbst auf die stärksten Agentien, Chloralhydrat und Essigsäure in starken Lösungen nicht, und zeigen das merkwürdige Phänomen des ganz langsamen Absterbens in Alkohol (vergl. oben pg. 119.) *Hydrometra* ist zu lebhaft und zu scheu, um zu Versuchen zu dienen.

Die Geschmacksorgane der Insekten.

Nachdem ich bei *Dytiscus* das Geschmacksorgan ausführlich besprochen habe, habe ich bei den übrigen Insekten die Schmeckorgane bis jetzt beiseite gelassen, oder nur kurz erwähnt. Sie sollen nun hier zusammenfassend besprochen werden. Die Kenntnisse, welche wir von früheren Autoren her besitzen, vermehrt um meine eigenen Beobachtungen, gestatten es, über die Schmeckwerkzeuge

der Insekten bestimmter sich auszusprechen, als über die Riechorgane, wo noch manche wichtige Frage der Entscheidung harrt.

Ich finde es zweckmässig, die Organe des Schmeckvermögens zu unterscheiden als äussere und innere Schmeckorgane. Die letzteren liegen im Inneren des Mundes, die ersteren irgendwo ausserhalb desselben.

Bei andauernd im Wasser lebenden Tieren fällt die eine Hälfte der Thätigkeit des chemischen Sinnes, das Riechen, weg. An seine Stelle tritt in vielen Fällen die Thätigkeit eines „äusseren Schmeckorganes". Dessen Funktionen sind fast ganz dieselben wie die eines Riechorganes, und es unterscheidet sich von ihm nur dadurch, dass ihm stets flüssige, nicht gasförmige Reizstoffe zugeführt werden. Das äussere Schmeckorgan tritt bei den Insekten sehr wenig entwickelt auf, nicht zum kleinsten Teile wohl deshalb, weil ihre Haut den starren Chitinpanzer besitzt, welcher sie einerseits schützt, andererseits ihr die Ausübung von Sinnesthätigkeiten erschwert. Wir finden daher, wenn überhaupt ein äusseres Schmeckorgan, dieses stets eng lokalisiert, nie über den ganzen Körper verbreitet, wie beim Egel. Naturgemäss finden wir es am ehesten bei Wasserinsekten, bei welchen auch andere Teile als die Mundteile mit Flüssigkeiten in Berührung kommen, vor allem die Fühler.

Von entscheidender Bedeutung für das Vorhandensein oder Fehlen äusserer Schmeckorgane ist aber, wie ich zu zeigen hoffe, die Art der Nahrungsaufnahme, und zwar in folgender Weise:

Innere Schmeckorgane scheinen allen Insekten zuzukommen, wenn auch in sehr wechselnder Ausbildung. Sie sind die einzigen bei kauenden Insekten. Bei saugenden und leckenden Insekten existieren Sinnesorgane, welche chemische Prüfung der Nahrung schon vor der Aufnahme derselben in den Mund gestatten. Der letzteren Abteilung schliessen sich auch die im Wasser lebenden Kaukerfe an.

In früherer Zeit geschah es mehrfach, dass ein Autor eine Insektenfamilie mit Rücksicht auf ihr Geschmacksorgan untersucht hatte, ein solches fand, und nun mit mehr oder weniger Bestimmtheit den Satz aufstellte, damit sei das Schmeckorgan der Insekten überhaupt gefunden. Wenn nun zwei Forscher zufällig verschiedene Insektenfamilien vorgenommen hatten, konnten sie zu ganz ungleichen Schlussfolgerungen kommen (Joseph, Will). So lagen nun von den verschiedenen Familien der Insekten recht verschiedene Angaben über die Organe vor, die wir als Schmeckwerkzeuge aufzufassen hätten. In seiner oft zitierten wertvollen Abhandlung (106) hat sodann Forel die Stellung präzisiert, die wir zu diesen verschiedenen Angaben zu nehmen haben (l. c. pg. 222): „Je crois pour ma part que tous ces organes sont gustatifs."

Dieser Ansicht schliesse ich mich an, und halte die sämtlichen von Forel, Gazagnaire, Joseph, Kräpelin, Meinert, Packard, Will und Anderen beschriebenen Organe an den Mundteilen für wirkliche Schmeckwerkzeuge.

Es giebt keinen spezifischen Geschmacksnerven bei den Insekten, und darum ist das Schmeckorgan nicht an eine bestimmte Stelle gebunden, sondern je nach Bedarf, nach der Art der Nahrung und Nahrungsaufnahme kann sich aus den Hautsinnesorganen der Mundteile ein mehr oder weniger differenziertes Geschmacksorgan herausbilden. Es giebt jedoch Prädilektionsstellen, an welchen sich bei besonders zahlreichen Familien Schmeckorgane gebildet haben. Ehe ich an die Besprechung der Schmeckorgane der einzelnen Familien gehe, will ich einen Versuch zur Erklärung der aus der anatomischen Untersuchung in Übereinstimmung mit dem Experimente sich ergebenden Thatsache

machen, dass die Schmeckwerkzeuge bei kauenden Insekten anders sich verhalten als bei saugenden und leckenden. Eine solche Erklärung wird sich auf das Princip der Zweckmässigkeit zu gründen haben. Ich sehe den Grund für die Ungleichheit der Schmeckwerkzeuge bei den Insektenfamilien in dem Aggregatzustande der aufzunehmenden Nahrung. Die Insekten mit kauenden Mundwerkzeugen nehmen feste konsistente Nahrung auf, Materialien, die erst zerkleinert werden müssen, um verschluckt werden zu können. Mit den Kiefern reissen sie Stücke von den Blättern, von dem Aase, der lebenden Beute, den menschlichen Nahrungsmitteln, los. In vielen Fällen nun sind diese Materialien so trocken und saftlos, dass sie an sich gar nicht im stande sind, ein Geschmacksorgan zu erregen. Nun pflegen allerdings die meisten kauenden Insekten während des Abbeissens den Nahrungsstoff schon mit einer speichelartigen Flüssigkeit zu durchfeuchten, und durch deren Vermittelung kann ihnen ein Geschmackseindruck schon vor dem Kauen entstehen. Die Hauptsache bleibt aber, dass die abgebissenen Stücke zwischen den Kiefern zerkleinert und zerquetscht werden und in kleinen Portionen in die Mundhöhle gelangen, wo sich ihnen, wenn dies nicht schon zuvor geschah, Speichel zumischt. Jetzt ist der Moment da, wo die eigentliche Thätigkeit des (inneren) Schmeckorgans erfolgt, wo die Speise auf ihren Geschmack geprüft wird, und wo sie verworfen und wieder entfernt wird, wenn ein unangenehm schmeckender Stoff, der nicht schon durch den Geruch erkannt wurde (Chinin, Strychnin), die Speise verunreinigt hatte.

Anders die saugenden und leckenden Insekten: Diese nehmen ein schon von vorneherein flüssiges Material als Nahrung auf, sie haben nicht nötig, dasselbe vor Eintritt in den Mund zu zerkleinern. Da es nun gewiss zweckmässig ist, die Qualität des aufzunehmenden Stoffes vor der Aufnahme in den Mund zu prüfen, erhielt sich diese Fähigkeit bei diesen Insekten. Sie brauchen nur ihren Rüssel oder ihre Leckzunge in die Flüssigkeit einzutauchen, um dieselbe zu erkennen und zu prüfen.

Noch ein weiterer Zusammenhang besteht zwischen dem Saugen und der Existenz äusserer Schmeckorgane. Wenn einem kauenden Insekt der Bissen im Munde nicht behagt, weil er schlecht schmeckt, oder aus irgend einem anderen Grunde, so braucht es ihn nur fallen zu lassen, um ihn los zu sein. Mit den Stoffen, die in einen langen Rüssel eingesaugt sind, ist das nicht so einfach. Wir wissen nicht einmal, ob das Tier einen Mechanismus besitzt, welcher die im Rüssel enthaltene Flüssigkeit nach aussen entfernen könnte. Es ist also doppelt zweckmässig, wenn die prüfenden Organe schon am Eingange des Nahrungskanals sich befinden.

Diese Überlegungen auf Grund des Zweckmässigkeitsprincips, welche manchem etwas zu sehr teleologisch erscheinen mögen, würde ich nicht anführen, wenn ich nicht auf induktivem Wege, von den Einzelbeobachtungen aus, auf sie geführt worden wäre. Nach Verwertung der Vorarbeiten auf diesem Gebiete und unter Berücksichtigung meiner eigenen Erfahrungen kann ich sagen, dass wohl bei allen saugenden und leckenden Insekten äussere Schmeckorgane gefunden sind, oder wenigstens Organe, deren Schmeckfunktion zwar nicht nachgewiesen ist, welche sich aber zwanglos in die Reihe der Organe des chemischen Sinnes einreihen lassen.

Wir haben noch der im Wasser lebenden kauenden Insekten mit einigen Worten zu gedenken, von welchen ich oben sagte, dass sie ebenfalls äussere Geschmacksorgane besitzen. Dies bezieht sich ganz vorzugsweise auf die Wasserkäfer, denn die im Wasser lebenden und vom Raube sich ernährenden Neuropterenlarven sind in Beziehung auf den chemischen Sinn so schlecht gestellt, dass wir sie füglich bei Seite lassen können; sie scheinen zum Teil weder äussere noch innere Schmeckorgane zu besitzen, oder beide nur in Andeutung.

Dass die Wasserkäfer, wie ich oben gezeigt habe, durch den Besitz äusseren Schmeckver-

mögens eine Sonderstellung unter den kauenden Käfern einnehmen, ist unschwer zu verstehen, wenn man bedenkt, dass ihre Nahrung stets — zwar nicht in flüssigem Zustande sich befindet — aber von Flüssigkeit umspült ist, welche die von der Nahrung ausgehenden löslichen Stoffe den Mundteilen der Käfer (auf geringe Entfernung) zuführt, ganz analog, wie die Luft den Riechorganen der Landtiere die riechenden Dämpfe zuführt. Das äussere Schmeckvermögen der Wasserkäfer vertritt das Riechen aus nächster Nähe, den odorat au contact (Forel), das Riechtasten der Landkäfer, nicht aber das Wittern aus der Ferne.

Während den landbewohnenden Insekten mit beissenden Mundwerkzeugen der Vorteil eines äusseren Schmeckorganes abgeht, ist ihnen dafür ein reichlicher Ersatz geboten in ihrem vollkommenen Tastapparat und der soeben berührten Fähigkeit des Riechtastens. Durch die Betastung der Beute mit den drei Tasterpaaren und durch das Beriechen aus nächster Nähe haben auch die Kauinsekten die Möglichkeit, gewisse Eigenschaften der Nahrung kennen zu lernen, vielleicht nicht weniger vollständig als die Sauginsekten. Die leckenden Insekten besitzen beides, äusseres Schmeckvermögen und die Möglichkeit, durch Betasten mit den Tastern und Beriechen mit den Antennen die Nahrung zu untersuchen. Da die hierher gehörigen Insekten, z. B. die Wespen und Ameisen, häufig auch von ihren Beisswerkzeugen beim Fressen Gebrauch machen müssen, wenn sie eine erst zu zerkleinernde Nahrung geniessen wollen, ist es sehr erklärlich, dass sie ausser denjenigen Sinnesapparaten, welche den saugenden Insekten zukommen (äussere und innere Schmeckorgane), noch die bei kauenden Insekten sich findenden besitzen (Taster, zum Riechtasten befähigte Fühler).

Betrachten wir jetzt nach einander die inneren und die äusseren Schmeckorgane bei den einzelnen Ordnungen der Insekten.

Innere Geschmacksorgane.

Das wichtigste und verbreitetste der inneren Schmeckorgane ist dasjenige am Dache der Mundhöhle, am Gaumen. Meines Wissens ist Gazagnaire (113) der erste, welcher diese Organe entdeckt und als Geschmacksorgane bezeichnet hat. „Chez les Coléoptères, je localise le siège de la gustation dans la région antérieure de la paroi dorsale du pharynx.“

Wolff beschrieb das von ihm für das Riechorgan gehaltene Organ am Gaumen der Biene und anderer Hymenopteren, welches offenbar dem Gazagnaire'schen bei Käfern homolog ist.

Vom Rath (255) beschreibt kurz Sinneskegel am Hypopharynx einiger Orthopteren, bei einigen anderen Tieren dieser Ordnung hatte schon zuvor Haller „becherförmige“ Organe beschrieben.

Meinert, ebenso Künkel und Gazagnaire halten blasse Haare am Pharynx und der Oberlippe der Dipteren für Geschmacksorgane. Kräpelin hält dieselben für Tasthaare. Die Arbeiten von Packard (131, 132) sind mir nur aus kurzen Referaten bekannt, gehören aber ebenfalls hierher.

Kirbach beschreibt bei Schmetterlingen im Schlundkopfe liegende Papillenfelder als Geschmacksorgane.

Wir hätten somit das innere Geschmacksorgan bei allen hauptsächlichen Insektenordnungen beschrieben gefunden mit Ausnahme der Neuropteren und Rhynchoten; und bei diesen beiden Ordnungen habe ich es jetzt sehr wohl entwickelt gefunden.

Nach diesem historischen Überblick führe ich an, was ich bei den einzelnen Ordnungen gesehen habe.

Die Gaumenorgane verschiedener Insekten habe ich in den Fig. 71 bis 87 in z. T. gleicher

Vergrösserung nebeneinander gestellt. Um die Geschmackskegel hervorzuheben, habe ich sie überall dunkler gezeichnet, als sie in Wirklichkeit sich darstellen.

Coleoptera (Fig. 71—81) Das Gaumenorgan der Dytisciden ist oben ausführlich abgehandelt und in Fig. 71 gezeichnet (vergl. auch Fig. 12). Es ist das einzige, welches einen Schmeckzapfen (Fig. 13) besitzt. Das über die Einzelheiten im Bau der Kegel und Gruben dort Gesagte gilt mehr oder weniger vollständig auch für die anderen Käfer.

Die Zahl der Schmeckorgane auf jeder Gaumenhälfte ist (die Fühlhaare, die daneben stehen, nicht mitgerechnet) etwa 95 bei *Dytiscus marginalis*, 65 bei *Acilius sulcatus*, 25 bei *Colymbetes* und bei *Ilybius*.

Fig. 72 zeigt den Gaumen von *Carabus auratus*.

Fig. 75 *Cicindela hybrida*.

Fig. 73 *Staphylinus caesareus;* ebenso nur, im ganzen grösser, bei *Ocypus olens*.

Fig. 74 *Creophilus maxillosus*[1]) die Grubenkegel in verschiedenen Gruppen angeordnet.

Fig. 77 *Silpha atrata*.

Beträchtlich grösser werden die Gruppen von Grubenkegeln bei blumenbesuchenden Käfern (Fig. 78, 80.)

Fig. 78 *Strangalia quadrifasciata*.

Fig. 80 *Cetonia aurata*.

Fig. 81 *Melolontha vulgaris*.

Fig. 79 *Geotrupes silvaticus*.

Fig. 76 *Lamia textor*.

Die kleinsten Gruppen von Geschmackskegeln, nämlich nur jederseits 2, fand ich bei einer kleinen Wasserkäferlarve, deren Namen leider nicht bestimmt werden konnte.

Pseudoneuroptera und *Neuroptera*.

Fig. 82 *Aeschna cyanea*.

Die Geschmackskegel sind hier sehr gut ausgebildet und gross, ihre Zahl wird noch durch die unten zu erwähnenden an der Zunge vermehrt.

Fig. 83 *Aeschnalarve* ($3^1/_2$ cm lang).

Die Kegel sind unscheinbar und von verschiedener Grösse.

Auch bei dem schmetterlingsartigen *Ascalaphus* (Fig. 84) fand ich Grubenkegel in grosser Zahl.

Orthoptera.

Fig. 85 *Locusta viridissima*.

Die zahlreichen gut entwickelten Kegel stehen in mehreren Gruppen und werden noch durch die anderen Mundteile erheblich vermehrt.

---

[1]) Ich glaubte früher (216 pg. 33) die stärkere Entwicklung des Gaumenorganes bei *Creophilus* gegenüber demjenigen von *Staphylinus* mit der stärkeren Bewaffnung des ersteren (durch seine grossen Kiefer) in Beziehung bringen zu können, indem ich vermutete, *Creophilus* werde sich mehr als der schwächere *Staphylinus* vom Raube ernähren. Wie Herr Professor Dr. Forel mir mitzuteilen die Güte hatte, ist dies nicht der Fall, sondern *Creophilus* ist in ausgeprägtem Masse ein Aasfresser. Meine frühere Angabe ist also in diesem Sinne zu berichtigen.

Ich habe mich überhaupt überzeugt, dass es bis jetzt doch wohl noch nicht möglich ist, die Entwicklung der Geschmacksorgane der Insekten mit ihrer Lebensweise in bestimmte Beziehung zu setzen, weil das Gaumenorgan nicht das einzige Schmeckorgan ist, und die Geschmacksorgane an Kiefer und Unterlippe schwieriger zu erkennen und zu zählen sind. Es ergeben sich bis jetzt mehr nur allgemeine Anhaltspunkte.

Fig. 86 *Acridium caerulescens.*

Die Oberlippe ist hier förmlich übersäet mit den Grubenkegeln. Um derartige undurchsichtige Oberlippen gut untersuchen zu können, spaltete ich sie in ein dorsales und zentrales Blatt, und entfernte das erstere samt allen Weichteilen. Man erhält dann ausgezeichnete Übersicht über die dem Munde zugekehrten chitinösen Organe. An Zahl und Gruppierung der Organe ist *Gryllotalpa* dem *Acridium* sehr ähnlich.

Bei *Periplaneta orientalis* gelang es mir nicht, Kegel zu finden. An der Stelle, wo sonst gewöhnlich die Hauptgruppe derselben zu finden ist, stehen nur Fühlborsten, ebenso bei *Forficula*.

Hymenoptera. Mit dem Gaumenorgane der Hymenopteren habe ich mich weniger eingehend beschäftigt; es existieren jedoch Angaben von Lubbock über die Zahl der Gruben bei den einzelnen Familien (201 pg. 29): „Die Chalcididen haben oft nur eine oder zwei solcher Gruben, die Evaneaden 7, die Proctotrupiden 15, die Tenthrediniden 12—24, die gemeine Wespe 20, manche der grossen tropischen Wespen 40. Bei der Honigbiene hat aber die Drohne 50, die Königin gegen 100 und die Arbeiterin noch etwas mehr, ungefähr 110." — Die Braconiden besitzen eine nur geringe Zahl von Schmeckgruben; Wolff führt die geringe Entwicklung des Organes bei ihnen als Beweis für wenig entwickelten Geruch an! Ich glaube, man darf nicht einmal für Schlüsse über die Entwicklung des Geschmacksinnes die vergleichende Zusammenstellung der Zahlen der Grubenkegel direkt verwenden; es ist falsch, wenn man sagt, ein Insekt mit 50 Kegeln habe sicher feineren Geschmack als eines mit 25 ebensolchen. Vielmehr kommt immer als wohl zu berücksichtigender Faktor das Grössenverhältnis der Tiere in Betracht. Ich habe mehrfach Gelegenheit genommen, zu betonen, dass es eine häufig zu beobachtende Thatsache ist, dass nicht die Grösse der Einzelsinnesorgane, sondern deren Zahl in bestimmtem Verhältnis mit der Gesamtgrösse des Insektes wechselt. Darum werden wir annehmen dürfen, dass wenn ein kleines und ein grosses Insekt gleich fein entwickelten Geruchsoder Geschmackssinn haben, die Zahl der diesem Sinne dienenden Endorgane beim letzteren, dem grösseren Tiere, grösser sein wird.

Dieses Gesetz, wenn man es so nennen will, hat freilich manche Ausnahmen, die sich übrigens vermindern dürften, wenn man den Entwicklungsgrad des Schmeckvermögens bei den einzelnen Arten genauer kennte. Es würde sich dann herausstellen, dass die scheinbar unmotiviert grosse Zahl der Schmeckorgane bei gewissen Insekten ihre guten biologischen Grundlagen hat.

Die relativ kleine Zahl der Geschmackskegel am Gaumen z. B. der gemeinen Wespe ist mit Rücksicht darauf aufzufassen, dass dieses Tier noch zahlreiche äussere Schmeckorgane besitzt, und auch die Zungenbasis noch Geschmackskegel trägt, welche also gemeinsam dem Schmeckvermögen zu dienen hätten.

Bei *Dipteren* und *Lepidopteren* habe ich Geschmackskegel am Gaumen nicht gefunden, will aber deren Existenz nicht gerade bestreiten, da die Präparation jener kleinen Teile so schwierig ist, dass sich eine kleine Stelle leicht der Untersuchung entziehen kann; Schnitte habe ich nicht angefertigt. Bei Schmetterlingen *(Pieris brassicae)* fand ich allerdings ein rundes Papillenfeld, aber die leicht papillenförmig vortretenden Knöpfchen trugen nur Fühlhaare, keine Grubenkegel. Es ist sehr leicht möglich, dass die bei den *Dipteren* und *Lepidopteren* beschriebenen „Geschmackspapillen" und „Geschmackshaare" nur solche Fühlhaare sind, wie denn auch Kräpelin die von früheren Autoren als Geschmacksorgane beschriebenen Organe im Pharynx bei *Dipteren* lieber als Tastorgane betrachten will, da sie aus geschlossenen spitzen Haaren bestehen. Kräpelin verlangt von einem Geschmacksorgan durchbohrte Chitinhülle, und ich glaube, man darf von einem solchen verlangen, dass es die Gestalt eines kurzen blassen Kegels habe, womöglich in einer Grube stehend. Höchst wahrscheinlich sind die

Gaumensinnesorgane der Lepidopteren und Dipteren homolog denjenigen der Käfer u. s. w., ob sie aber auch funktionell gleichwertig sind, scheint mir mindestens von den *Dipteren* (wegen Kräpelin's Angabe) zweifelhaft, bei den Schmetterlingen muss ich mich eines Urteils enthalten, da ich nicht sicher bin, ob nicht neben den von mir gesehenen Fühlhaaren am Gaumen noch echte Geschmackskegel sich finden lassen werden.

Endlich bei den *Rhynchota (Hemiptera)* ist mir der Nachweis eines aus zahlreichen Grubenkegeln gebildeten Schmeckorganes am Dache der Mundhöhle von *Naucoris cimicoides* gelungen. Sie stehen hier, ähnlich wie bei den Dytisciden, jederseits auf einer eckigen Platte, welche etwas in die Mundhöhle hinein vorragt, also über den übrigen Gaumen erhoben ist (Fig. 87). Bei anderen Schnabelkerfen habe ich das Organ bis jetzt noch nicht finden können.

Es würde zu weit führen, wollte ich in ähnlicher Weise wie das Gaumenorgan die übrigen inneren Geschmacksorgane bei den einzelnen Insektenordnungen durchnehmen. Sie kommen an verschiedenen Stellen vor, deren hauptsächlichste die Basis der Unterlippe oder der Zunge ist. Besonders die Hymenopteren sind es, die hier fast regelmässig eine Gruppe von Geschmackskegeln besitzen (Fig. 88). Letztere weichen im Bau von denjenigen des Gaumens nicht ab.

Als ein besonders schönes und leicht zu untersuchendes Beispiel von inneren Schmeckorganen kann ich die sehr voluminöse Zunge von *Aeschna cyanea* nennen, welche ich zum Zweke der Untersuchung in eine obere und untere Hälfte spaltete. Fig. 89 stellt diese Zunge von oben gesehen dar. Die grösste Fläche derselben ist mit nicht dichtstehenden langen dünnen Haaren besetzt. An der Zungenbasis zu beiden Seiten findet sich je eine Gruppe von Geschmackskegeln, welche in dem glashellen Chitin der Zunge sofort durch die Zone dunkelbraunen Chitins auffallen, welches die Grube und den zugehörigen Porenkanal umgrenzt, ganz ebenso wie am Gaumen von *Aeschna*. Zwischen jenen seitlichen Gruppen von Kegeln stehen noch weitere in Gestalt eines V angeordnet. Der Grund, warum gerade diese Stellen hier Geschmackskegel besitzen, scheint mir durchsichtig zu sein; es ist diejenige Stelle, wo die von der Speise ausgehenden flüssigen Säfte sich notwendig sammeln müssen, da jene Seitenteile der Zungenbasis hier in einem Winkel mit den Wänden der Mundhöhle zusammenstossen. Dieser Winkel ist in ähnlicher Weise für Anlage eines Geschmackorganes disponiert, wie der Ort der *Papilla foliata* der Säugetiere.

An der Zunge von *Vespa vulgaris* stehen die ziemlich zahlreichen Grubenkegel in der Mitte des Zungengrundes, in einer seichten Vertiefung; sie sind auf Fig. 88 angedeutet, ebenso die von Will als Geschmackshaare gedeuteten Mitteldinge zwischen Haar und Kegel, welche an der Spitze der Zunge und der Nebenzungen stehen. Vielleicht sind diese Organe Wechselsinnesorgane des Geruchs-, Geschmacks- und Tastsinnes.

Äussere Schmeckorgane.

Die äusseren Geschmacksorgane, welche also ausserhalb der eigentlichen Mundhöhle liegen, bieten eine viel grössere Mannigfaltigkeit in ihrer Gestaltung, und sind an verschiedenen Stellen zu finden.

Zunächst gehören hieher die Grubenkegel der Dytiscidentaster, da erstens das Experiment Schmeckvermögen in den Tastern nachweist und zweitens diese Grubenkegel denjenigen im Munde sehr ähnlich gebaut sind.

Vielleicht existieren auch an den Tastern vieler Landkäfer Organe, welche dem Geschmackssinne dienen, doch ist dies nicht erwiesen. Bei denjenigen Käfern und andern Insekten, welche ihre Taster in den Speisebrei oder die zu leckende Flüssigkeit eintauchen, ist es nicht unwahrscheinlich,

dass die Kegel am Ende der Taster Wechselsinnesorgane des mechanischen und chemischen (Geruch, Geschmack) Sinnes seien. Ausser den Käfern können hier manche Orthopteren, Pseudoneuropteren und Neuropteren in Betracht kommen.

Zweifellos ist das Vorkommen sogar von recht zahlreichen Geschmackskegeln an der Unterlippe (Zunge) bei verschiedenen Ordnungen, besonders bei Insekten mit leckenden Mundteilen. So kennen wir u. a. durch Forel und Will bei Hymenopteren zweifellose Geschmackskegel an der Spitze der Zunge und Nebenzungen. Auch an den rüsselartig verlängerten Mundteilen der Apiden fehlen sie nicht, worauf Leydig hingewiesen hat. In der Fig. 88, Zunge und Nebenzungen von *Vespa vulgaris*, sind auch die Kegel der Zungenspitze in gewöhnlicher Weise markiert, welche schon äussere Schmeckorgane genannt werden müssen.

Auch bei kauenden Insekten (Orthopteren) finden sich häufig Geschmackskegel auf der Unterlippe und an der Basis der Unterlippentaster.

Zu besonderer Ausbildung gelangen die äusseren Geschmacksorgane an den rüsselförmigen Mundteilen der Lepidopteren, Dipteren und Rhynchoten. Bei diesen drei Ordnungen weichen sie nun aber beträchtlich von dem sonstigen Typus eines kleinen eingesenkten Grubenkegels ab, wie ich glaube, wohl deshalb, weil sie hier zugleich als Tastorgane mit zu dienen haben. Auch möchte ich für die oben besprochenen Zäpfchen an den Schmetterlingsrüsseln die Schmeckfunktion wegen mangelnden experimentellen Beweises nicht mit voller Bestimmtheit behaupten. Sie könnten reine Tastorgane oder Wechselsinnesorgane des Tast- und Geruchssinnes sein.

Die Nervenendorgane am Fliegenrüssel, deren Kenntnis wir vor allen Kräpelin (162) verdanken, dürfen mit viel grösserer Sicherheit als Schmeckwerkzeuge bezeichnet werden, da ihr Bau wenig von dem der sonstigen Schmeckorgane abweicht. Die Kegel sind hier ganz kurz.

Ich habe schon früher (216 pg. 39) die Vermutung ausgesprochen, dass die Rüssel der Fliegen auch die Fähigkeit des Riechtastens besitzen, und als die hierbei thätigen Organe möchte ich die sonst als Geschmacksorgane wirkenden betrachten. Diese wären somit Wechselsinnesorgane des Geruchs und Geschmacks, während sie ihrer geringen Prominenz wegen zum Tasten kaum kommen dürften. Bestimmend für diese Auffassung ist mir die an der Stubenfliege oft zu machende Beobachtung, dass die Fliege, auf einem Gegenstande dahingehend, ihren Rüssel ganz dicht über dem Boden hinbewegt und diesen häufig mit dem Rüssel berührt. Dabei wird sie unzweifelhaft tasten, oft auch ein kleines uns nicht sichtbares Partikelchen aufnehmen, wobei der Geschmack in Thätigkeit kommen kann. Ausserdem habe ich aber den Eindruck, als ob sie sich über den Boden, auf dem sie hingeht, und über das, was sich auf demselben befindet, ausser durch den Gesichtssinn noch durch den Geruchssinn orientieren will. Zur Gewissheit wurde mir diese Vermutung durch folgende neuerdings gemachte Beobachtung: Einigen Exemplaren von *Calliphora vomitoria* hatte ich die Fühler genommen und sie in Einzelhaft in Gläser gebracht. Wenn sich in diesen Gläsern linsengrosse Stückchen kristallinisch erstarrten Honigs befanden, dauerte es nur wenige Minuten, bis man die Fliege am Honig saugend fand. Nie sah ich die Fliege direkt auf den Honig zueilen. Dagegen kam sie beim Umherlaufen im Glase in die unmittelbare Nähe des Honigs, oder lief auch wohl über denselben hinweg. Da es grosse, hochbeinige Tiere waren, konnte ich genau beobachten, dass von einer Berührung des Honigs mit dem Rüssel, welcher stets hinaufgeschlagen blieb, nicht die Rede war. Sowie aber die Fliege über oder neben dem Honig sich befand, liess sie sofort ihren Rüssel herab und fand dann sofort den Honig. Dies geschah auch, wenn der Honig in kaum sichtbarer Menge aufs Glas gestrichen war, geschah auch, wenn der Honig mit Staub bedeckt war, geschah aber nicht, wenn statt des Honigs ein gleichgrosses

Stückchen Kork ins Glas gelegt wurde, selbst dann nicht, wenn eine solche fühlerlose Fliege Honig soeben gekostet hatte und nun auf der Suche nach demselben war. Leicht hätte ihr dann der Gesichtssinn oder Tastsinn der Beine in dem Korkstückchen das vermisste gleich grosse Honigklümpchen vortäuschen können.

Ich halte es durch Forel's Versuche für vollständig erwiesen, dass die Entfernung der Fühler die Fähigkeit des Riechens auf grössere Entfernung aufhebt, um so mehr, da ich mich überzeugt habe, wie wenig gerade bei *Calliphora* das Gesamtbefinden und das Benehmen durch diese Operation beinträchtigt wird. Ich halte es aber auch für sicher, dass die Fühleramputation die Fähigkeit des Riechtastens nicht nimmt, und dass eine solche vorhanden ist und benützt wird.

Sehr verschieden von dem Benehmen fühlerloser Fliegen ist dasjenige geblendeter. Ich schnitt einigen Schmeissfliegen mit scharfem Messer beide Facettenaugen ab. Die Folge war, dass die Fliegen langsam und vorsichtig gingen und fast stets den Rüssel ausgestreckt hielten, damit den Boden betastend. Im Wege befindlichen Honig fanden sie dabei natürlich leicht.

Über die letzte uns noch übrig bleibende Ordnung der Insekten, die Rhynchoten, habe ich schon oben berichtet, dass sie äussere Schmeckorgane an der Rüsselspitze besitzen und dieselben abgebildet.

Spinnen und Tausendfüsse.

Da ich mit diesen beiden Arthropodenklassen mich weniger eingehend beschäftigt habe, verzichte ich auf Mitteilung meiner Versuche und will nur folgendes bemerken:

Den von mir untersuchten Spinnenarten *(Epeira, Meta, Tegenaria)* glaube ich jegliches feinere Riechvermögen absprechen zu dürfen, auch habe ich keine als Riechwerkzeuge zu deutenden Organe gefunden. Den Geschmackssinn habe ich nicht geprüft, auch mutmassliche Geschmacksorgane nicht gefunden.

Unter den Myriapoden besitzen die Chilognaten zweifellos, die Chilopoden wahrscheinlich ihr Hauptriechorgan in den Fühlern. Bei ersteren sind Riechorgane die von Leydig (183) und Sazepin (275) beschriebenen Zapfen an den letzten Antennengliedern, Geschmacksorgane wahrscheinlich die von vom Rath (253) beschriebenen Organe an der Unterlippe.

Crustaceen.

Die Landasseln.

(Oniscus murarius, Porcellio scaber, Armadillo vulgaris).

Diese drei Vertreter der auf dem Lande lebenden Isopoden zeigten in allem, was sich an ihnen beobachten liess, so grosse Übereinstimmung, dass sie hier gemeinsam besprochen werden können.

In der Litteratur finde ich keine Angaben über Äusserungen des Geruchs- und Geschmackssinnes bei diesen Tieren, ebensowenig über die mutmasslichen Organe dieser Sinne.

Bei allen drei genannten Gattungen habe ich den Eindruck erhalten, dass das Riechvermögen bei ihnen äusserst schwach entwickelt sein muss. Mehr als bei anderen an der Luft lebenden Arthropoden (ausgenommen die Spinnen) wäre man bei diesen Asseln berechtigt, zu sagen, der Geruchssinn fehle ihnen gänzlich. Auch spricht die Lebensweise dieser Tiere, soweit wir sie kennen, nicht eben für feine Entwicklung des Riechvermögens. Ich weiss kein Beispiel für Bethätigung dieses Sinnes anzuführen.

Stoffe, welche die Asseln durch ihren Geruch anlocken, kenne ich nicht. Alle drei Arten zeigten sich, obgleich sie im übrigen, anderen Reizen gegenüber, keineswegs stumpfsinnig sind, selbst gegen die stärksten Riechstoffe unempfindlich; und wie ich im allgemeinen Teile ausgeführt habe, scheint mir das eigentliche Riechvermögen meistens mit der Empfindlichkeit gegen stark riechende Stoffe annähernd parallel zu gehen.

Einen dem Tiere in den Weg gesetzten Tropfen Nelkenöl oder Benzol und dergl. umgeht dasselbe nicht, sondern es gerät mit seinen fortwährend tastenden Fühlern (äusseren Antennen) meistens blindlings in den Tropfen hinein und schreckt nun heftig zurück.

Dass nicht allgemeine Stumpfsinnigkeit die Ursache dieses Verhaltens ist, erkennt man an dem Benehmen desselben Tieres gegen Temperaturreize. In dieser Hinsicht besteht sogar eine recht hochgradige Empfindlichkeit: Einem Glasstabe, der so mässig erwärmt war, dass man ihn bequem anfassen konnte, wichen die (unverletzten) Tiere in 1—2 cm Abstand schon aus, und vermieden sorgfältig jede Berührung mit ihm. Waren dagegen die äusseren Antennen abgeschnitten, so wichen die so verstümmelten Asseln dem warmen Gegenstande nicht aus, sondern stiessen mit dem Kopfe daran an, wie es unverletzte Tiere bei Glasstäben von Lufttemperatur machen.

Gegen Geruchsreize verhielten sich die fühlerlosen Individuen, wie vorauszusehen, ganz wie die unverletzen, d. h. sie wurden nicht in sichtbarer Weise beeinflusst.

An den Kiemenblättchen am Hinterende waren Riechreize ebenfalls wirkungslos, und die abstossende Wirkung strahlender Wärme lange nicht so deutlich wie an den Fühlern. Es scheint somit den Fühlern hier, wie auch bei manchen Insektenklassen, eine besondere Empfindlichkeit für Temperaturunterschiede zuzukommen.

Ich habe versucht festzustellen, ob der lange dünne Zapfen auf dem Fühlerende, mit welchem die Gegenstände direkt berührt und betastet werden, nicht auch etwa Geschmacksempfindungen übermitteln könnte, erhielt jedoch ein negatives Resultat, was mich nach dem Nachweis der Unempfind-

lichkeit gegen gasförmige Reizstoffe (Gerüche) nicht überraschte. Ich richtete es so ein, dass das Tier bei seinem Herumtasten mit den Fühlern deren Spitze in verschiedene Flüssigkeiten eintauchen musste. Tauchte der Fühler in Wasser, so benahm sich die Assel nicht anders, als unter gewöhnlichen Umständen, das Wasser störte sie offenbar gar nicht. Chininbisulfat in Lösung wirkte nicht anders, ebensowenig Chininsulfat in neutraler Lösung; im ersten Augenblicke blieben auch die ätherischen Öle wirkungslos, nach einigen Sekunden schienen sie dann aber doch zu reizen. Toluol dagegen setzte das Tier sofort in die heftigste Aufregung.

Da Chinin und andere für Menschen und Tiere stark schmeckende Stoffe die Fühlerspitzen nicht reizen, sondern nur die Öle und benzolartigen Stoffe, welche sehr eingreifende Veränderungen durch das Chitin hindurch bewirken, halte ich die Existenz eines Schmeckvermögens an den Fühlerspitzen für ausgeschlossen.

Schmeckvermögen und Geschmacksorgan im Munde wird hier so wenig wie anderwärts fehlen, doch ist es mir nicht möglich gewesen, Versuche in dieser Hinsicht anzustellen, da ich meine gefangenen Asseln nicht zum Fressen bringen konnte.

In Fig. 90 habe ich die Antennenspitze eines ganz jungen *Oniscus murarius*, der Bruttasche der Mutter entnommen und mit Hämatoxylin gefärbt, gezeichnet. Die Antenne läuft in eine dünne Röhre aus, aus welcher ein Pinsel von glänzenden starren Fäden hervorragt. Auf die eigentümliche Übereinstimmung dieses Organes mit meinem Befunde bei Landamphipoden komme ich unten zu sprechen.

Die Dekapoden.

Bei diesen echten Wassertieren spreche ich auch, wie bei den übrigen Wassertieren nur von Schmeckvermögen und Geschmacksorganen, vermeide die Bezeichnung Riechorgane. Diese Auffassung scheint neuerdings entschiedener als früher ihre Vertreter finden zu sollen. So sprechen sich E. Jourdan und O. vom Rath in diesem Sinne aus. Ersterer zieht alles, was man bisher als Riechorgane bei Krebsen bezeichnete, in die Besprechung der Geschmacksorgane hinein, vom Rath findet die Bezeichnung Geruch oder Geschmack bei diesen Tieren der Willkür des einzelnen überlassen.

Dass die Crustaceen einen chemischen Sinn besitzen — mag man ihn nun Geschmack oder Geruch nennen —, bezweifelt niemand. Dass er sehr fein entwickelt sei, kann man in wissenschaftlichen und populären Schriften oft lesen, gewöhnlich mit der Bemerkung, dass das allbekannt sei. Nirgends finde ich aber einen Beweis für diese Behauptung. Höchstens wird angegeben, dass „wie bekannt" die Krebse den Köder auf grosse Entfernung wittern. Als Beweis für das feine Witterungsvermögen der Flusskrebse kann wohl angeführt werden, dass die Fischer die Krebse mit fauler Leber ködern sollen, die mit Leinöl oder Spiköl *(Oleum Spicae)* getränkt ist. Doch scheint mir der Beweis zu fehlen, dass dabei die faule Leber, das Leinöl und Spiköl auch wirklich nötig sind. Namentlich die Öle sind mir etwas verdächtig. Ich will keinen Wert darauf legen, dass, wenn ich Wasser mit einer Spur Spiköl geschüttelt, in die Nähe des Kopfes von Flusskrebsen brachte, oder Fleischstücke damit tränkte, die Tiere dadurch eher abgestossen als angezogen wurden. Entscheidender scheint mir die Überlegung, dass diese Öle auf weitere Entfernung hin gar keine Wirkung haben können; kommt ein ölgetränkter Gegenstand ins Wasser, so löst sich die demselben oberflächlich anhaftende Ölschicht sofort ab und steigt rasch an die Oberfläche des Wassers empor. Ein anderer Teil des ätherischen Öles wird in dem Leberstück und an dessen Oberfläche zurückgehalten, ist aber eben dadurch nicht

im stande, weiterhin zu wirken, denn eine erregende Wirkung auf Tiere kann doch nur eintreten, wenn das Öl in Substanz zum Tiere hingelangt. Eine Fernwirkung giebt es nicht. Nun scheint ja allerdings ein kleiner Bruchteil der Öle im Wasser sich zu lösen, aber wie ich im allgemeinen Teile ausführlich erörtert habe, wird auch damit noch nicht wahrscheinlicher, dass der Geschmack bezw. Geruch des Öles die Krebse anlocken kann. Es wäre daran zu denken, dass die Öle die Bedeutung haben könnten, dass sie die Leber konservieren, indem sie ihren Zerfall durch Quellung verzögern. Dazu würde sich aber jedes ätherische Öl eignen, und sein Geruch ist dabei unwesentlich.

Dass faule Leber ein besserer Köder sein soll, als frische, ist leichter verständlich, weil erstere, wie faule tierische Stoffe überhaupt, mehr wasserlösliche und dabei stark schmeckende („pikante") Substanzen enthält. Wie ich mir den Einfluss derselben auf das Auffinden und Erkennen der Nahrung denke, brauche ich hier nicht zu wiederholen, vergl. oben pg. 63 ff.

Durch meine Überlegungen und Versuche bin ich zu der Ansicht geführt worden, dass die Bedeutung des chemischen Sinnes für die Wassercrustaceen verhältnismässig nicht gross ist, wenigstens was das Aufsuchen der Nahrungsstoffe betrifft. Relativ gross dagegen dürfte die sexuelle Bedeutung des chemischen Sinnes sein, welche sich indessen der Beobachtung und besonders der experimentellen Prüfung leider zu sehr entzieht, als dass ein bestimmteres Urteil möglich wäre. Die Bedeutung des chemischen Sinnes für Prüfung der Nahrung während des Fressens ist, wie mir scheint, bei den einzelnen Familien sehr ungleich stark ausgebildet, sie scheint gross zu sein bei den grösseren, besonders unter den vom Raube lebenden Krebsen, den Dekapoden, gering dagegen bei den kleinen Arten, welche ganz oder vorzugsweise von Algen nnd Infusorien leben, welche sie unzerstückelt verschlucken.

Versuche mit fast allen Krebsarten sind nur schwer mit Erfolg anzustellen, noch schwieriger ist die Deutung der Resultate. Die Reaktion auf chemische Reize fehlt nämlich oft ganz, oder ist schwach und unsicher. Bei trägen Formen wie *Astacus* und *Asellus* kann man im Zweifel sein, ob das Ausbleiben der Reaktion Folge mangelhafter Ausrüstung mit Sinnesorganen ist, oder durch allgemein phlegmatisches Temperament der Tiere bedingt wird. Bei lebhaften Formen, *Gammarus*, *Niphargus*, *Pagurus* sind andere, nicht beabsichtigte Reize zu schwer auszuschliessen. Es ist daher immer eine grosse Zahl von Versuchen nötig, um einen einigermassen sicheren Schluss ziehen zu lassen. Sehr auffallend ist hierin der Unterschied gegen die meisten Insekten, Mollusken und Würmer, welche auf Reize, die einmal bei ihnen Reaktion hervorriefen, fast stets mit reflexartiger Sicherheit wieder antworten.

Pagurus striatus.

Die Versuche an diesem Krebse wurden in Neapel in der zoologischen Station ausgeführt. Die Einsiedlerkrebse befanden sich unter günstigen Verhältnissen in strömendem Wasser. Da die Einsiedlerkrebse als gierige Räuber leicht zum Fressen zu bringen sind, beschränkte ich meine Versuche darauf festzustellen, in wie weit die inneren Antennen (=Antennulae) für die Erkennung der Nahrung von Bedeutung sind, und liess meiner engbemessenen Zeit wegen Versuche mit anderweitiger Reizung des Geschmackssinnes bei Seite.

Mit vielen anderen Krebsen teilt *Pagurus* die Eigenschaft, die Antennulae in lebhafte Bewegung zu bringen, sobald er Nahrung wittert, aber auch zuweilen bei anderweitiger Erregung aus unbekannter Ursache.

Nachdem ich eine Anzahl Paguren an das Gefäss, worin sie gehalten wurden, sich hatte ge-

wöhnen lassen, und mich überzeugt hatte, dass sie vorgelegtes Fischfleisch gierig frassen, schnitt ich zwei Exemplaren die inneren Antennen ab, einem anderen die Augen, durch einen Schnitt, welcher den Augenstiel quer durchtrennte. Es war nun interessant, das Verhalten der einzelnen Tiere bei Darreichung von Nahrung zu beobachten.

Der geblendete Einsiedlerkrebs geriet, wenn Fleisch in seine Nähe gebracht wurde, in ungewöhnlich lebhafte Erregung, welche sich namentlich durch Bewegung der Antennulae nach allen Seiten ausdrückte. Er fand jedoch das Fleisch nicht, auch wenn es ihm nahe war. Öfters griff er mit den Scheeren vor sich ins Leere; wurde ihm nun das Fleischstück bis zur Berührung zugeschoben, so ergriff er es und frass.

Einer der Paguren, dem die Antennulae fehlten, war zum Fressen nicht zu bewegen. Der andere, der schon etwas früher operiert war, frass öfters; stets that er dies, wenn das Fleisch mit seinem vorderen Körperende in Berührung gebracht wurde. Am wichtigsten scheint es mir, dass dieses Tier ohne „Riechfühler" sich zu wiederholten Malen auf das in 10 cm Abstand von ihm ins Wasser geworfene Fleischstückchen förmlich stürzte, um es sofort zu ergreifen und zu verzehren. Hiebei war entschieden der Gesichtssinn der leitende Sinn.

Die Zahl der von mir zu den Versuchen benützten Tiere war viel zu klein, um bestimmte, sichere Folgerungen zu gestatten. Meine Folgerungen tragen daher nur den Charakter von Vermutungen, welche hoffentlich durch Andere oder mich einmal nachgeprüft und ergänzt werden können.

Mir scheint, dass der verlorene Gesichtssin im Aufsuchen der Nahrung bei diesen Tieren durch den chemischen Sinn nicht ersetzt werden kann. Mir scheint ferner, dass der chemische Sinn, speziell sein mutmassliches Organ in den inneren Antennen, zur Wahrnehmung und Auffindung der Nahrung nicht unentbehrlich ist. Mir scheint endlich durch die Entfernung der inneren Antennen das Schmeckvermögen nicht aufgehoben zu sein, sondern es wird noch ein weiteres Schmeckorgan ausser diesen bestehen, wahrscheinlich an den Mundteilen, oder im Munde selbst, als „inneres Schmeckorgan". Ein solches wird, nach anatomischen Untersuchungen, von O. vom Rath freilich geleugnet, und auch ich konnte es bei keinem Krebse auffinden. Gleichwohl glaube ich, dass die Annahme eines solchen Schmeckorganes kaum umgangen werden kann. Es wird nämlich offenbar durch Amputation der Antennulae die dritte Phase des Schmeckens (s. o. pg. 64) nicht unterdrückt, der Krebs unterscheidet auch in dieser Verstümmelung das Fleisch vom geschmacklosen Surrogat; er muss also, da er letzteres verschmäht, den Geschmack des ersteren bemerken.

Wenn ich einerseits annehmen möchte, dass die Antennulae nicht die einzigen chemischen Sinnesorgane sind, so stimme ich andererseits darin mit wohl allen Beobachtern überein, dass diese Organe doch dem chemischen Sinne dienen. Freilich fehlt hier, sowohl bei *Pagurus*, wie bei jedem anderen Krebse der strenge Beweis für die Schmeckthätigkeit der Antennulae, aber was von Anderen immer für die Verlegung des chemischen Sinnes in diese Teile angeführt wird, die charakteristische Bewegungsart derselben, spricht auch für mich, wie für jeden, der das Verhalten des *Pagurus* (und mancher anderer Krebse) gegen vorgelegte Nahrung zu beobachten Gelegenheit hatte, sehr entschieden für jene Annahme. Einige weitere Anhaltspunkte glaube ich weiter unten neu hinzufügen zu können. Der exakte Beweis ist darum so schwer zu erbringen, weil, wie ich wahrscheinlich gemacht zu haben glaube, die Antennulae jedenfalls nicht der dritten, sondern der zweiten und besonders der ersten Phase des Schmeckens dienen, und gerade die letztere der experimentellen Prüfung so schwer zugänglich ist. Ob ein Tier einen geschmacklosen oder schlecht schmeckenden Stoff von einem gut schmeckenden unterscheidet, ist meist leicht zu erkennen. Die erste Phase des Schmeckens (in welcher

der Geschmacksreiz, in der Richtung seines Herkommens noch nicht erkennbar, das Tier zum Suchen anregt und seine Fressbegier wachruft) ist naturgemäss in kleinen Aquarien gar nicht, selbst in grossen nur unvollkommen zu prüfen, da hiebei Vorbedingung ist, dass der Krebs nicht gleich die Nahrung sieht, und überhaupt ihr von Anfang an nicht zu nahe ist. Dass ich der zweiten Phase beim Schmecken eine noch geringere Bedeutung zuschreibe, als beim Riechen an der Luft, habe ich oben erwähnt; speziell für *Pagurus* reicht offenbar der Raum, den der Gesichtssinn beherrscht, viel weiter, als derjenige, in dem sich die zweite Phase des Schmeckens abspielen könnte. Ehe es dazu kommt, dass der Krebs aus Intensitätszunahme des von der Nahrung ausgehenden Geschmackes bemerkt, dass diese ihm, oder er ihr näher kommt, wonach er die Richtung, in welcher jenes Objekt seiner Aufmerksamkeit sich befindet, erkennen kann, wird er in den meisten Fällen dem Objekt so nahe gekommen sein, dass er es sehen kann.

Gar kein Urteil konnte ich mir über die sexuelle Bedeutung des chemischen Sinnes bei *Pagurus*, wie bei anderen *Dekapoden* bilden. An Beobachtungen in dieser Richtung fehlt es gänzlich, und auch die anatomische Untersuchung kommt hier nicht zu Hilfe, indem merkbare sexuelle Unterschiede in Beziehung auf die Organe des chemischen Sinnes nicht bekannnt sind.

Astacus fluviatilis.

Im Sommer 1890 experimentierte ich mit etwa 20 Flusskrebsen, welche in einem grösseren Aquarium mit fliessendem Wasser gehalten wurden. Sie zeigten sich alle gegen chemische Reize äusserst unempfindlich, zum Fressen in meiner Gegenwart war keiner zu bringen. Nicht einmal Rückzugsbewegungen konnte ich durch chemische Reizungen mässiger Stärke erzielen. Nur wenn ich eine beträchtliche Menge Alkohol in die Gegend seines Kopfes zuströmen liess, floh der Krebs; zu Schlüssen über Schmeckvermögen war dies natürlich nicht zu brauchen. Wohl infolge der Nahrungsverweigerung starben diese Krebse sämtlich in wenigen Wochen.

Durchaus anders verhielten sich 10—12 Krebse, welche mir im Sommer 1891 zu Versuchen dienten. Dieselben gewöhnten sich gut an den Aufenthalt im Aquarium und haben wahrscheinlich bei Nacht öfters Nahrung aufgenommen. Bei ihnen waren deutliche Reaktionen auf allerlei schmeckende Stoffe nachzuweisen.

Die Tiere befanden sich in einem Aquarium mit fliessendem Wasser an einer stark verdunkelten Stelle des Zimmers, so dass die Verhältnisse sich den natürlichen nach Möglichkeit näherten. Es wurde nun ein kleines Stück des stark riechenden und an löslichen Stoffen reichen sog. Limburger Käses ins Wasser geworfen. Diejenigen Krebse, zu welchen die Extrativstoffe hinströmten, wurden unruhig, bewegten die inneren und äusseren Antennen schwach, dagegen auffallend lebhaft die Taster des ersten und zweiten Kieferfusses. Die Bewegung dieser Taster ist derjenigen der inneren Antennen von *Carcinus* und *Pagurus* so ähnlich, dass zunächst der Gedanke entstehen muss, sie seien funktionell gleichwertig, d. h. Geschmacksorgane wie jene. Hier ist nun aber einmal ein Fall, wo die mikroskopische Untersuchung von entscheidender Bedeutung ist, indem man an jenen Tastern, unter dem Mikroskope betrachtet, mit Sicherheit erkennt, dass die an ihnen befindlichen Haare, nach allem, was man über die Sinneshaare der Arthropoden weiss, keine Geschmacksorgane sein können. Sie tragen deutlich den Typus von mechanisch wirkenden Haaren oder allenfalls von Tasthaaren. Die Haare sind fein gefiedert, scheinen auch einen Innenraum zu enthalten, welcher keinen chitinösen, sondern andersgearteten Inhalt birgt, welcher sich aber nicht durch die Basis des Haares hindurch fortsetzt. Die

Basis des Haares ist also massiv, ohne centrale Durchbohrung und es tritt demgemäss kein Nerv, kein Fortsatz einer Nervenzelle ins Haar ein. Damit scheint mir ausgeschlossen, dass diese Haare Geschmacksorgane sein könnten. Ihre Form weist darauf hin, dass sie bestimmt sind, dem Wasser einen ziemlich grossen Widerstand durch ihre federartig verbreiterte Fläche zu bieten. Sie könnten also, wenn durch Wasserströmung getroffen und passiv bewegt, Tastempfindung, genauer Empfindung von Wasserströmung vermitteln; sie können aber auch, und das scheint mir wahrscheinlicher, bei aktiver, durch Muskelkraft bedingter Bewegung des Tasters dazu dienen, dessen Oberfläche zu vergrössern, um eine Wasserströmung selbst zu erzeugen.

Vielleicht stehen sie aber doch in einer indirekten Beziehung zum Geschmackssinne, indem sie eine Strömung des Wassers zu den Geschmacksorganen bewirken. Doch scheint mir hiefür ihre Lage nicht recht zu passen. Übrigens blieb bei allen anderen chemischen Reizungen die Bewegung dieser Taster aus.

Die Tiere blieben dem Käse gegenüber entschieden nicht gleichgiltig, sie bewegten sich auf ihn zu, betasteten ihn mit den Beinen, verliessen ihn aber stets, ohne daran gefressen zu haben.

Auch beim Flusskrebs habe ich die schon wiederholt angeführte Methode zur Anwendung gebracht, dass ich aus einer fein ausgezogenen Glaspipette Lösungen schmeckbarer Stoffe in der Nähe des Tieres ausströmen liess. Nur graduell verschieden wirkten die Lösungen von Saccharin, Pikrinsäure, Chininbisulfat, Kaliumbichromat, Zucker. Auffallend stark wirksam war das Saccharin. Floss eine dieser Lösungen in kleiner Quantität in die Nähe des Kopfes, so wurden die inneren Antennen, besonders ihr oberer (längerer) Ast, mehrmals hintereinander durch's Wasser bewegt, in einer Weise, wie das die Krebse spontan nie thun. Diese Bewegungen dauerten, immer mit kleinen Pausen, so lange fort, bis die Lösungen sich zu sehr verteilt hatten, um noch zu reizen. Häufig wurden dabei die Tiere unruhig und verliessen ihren Platz vor- oder rückwärts, ohne deutliche Zeichen von Lust oder Unlust zu geben.

Abweichend von der Wirkung der genannten Lösungen war der Erfolg bei verdünnter Salzsäure 1 : 50 und 1 : 100, und bei Wasser, welches mit einem Tropfen Lavendelöl geschüttelt und dann vorsichtlich vom Öle abgezogen war. Zuerst folgten auch hier die prüfenden Schläge der Antennen durch's Wasser, dann aber wurden diese unter den Kopf versteckt. War die Reizung verhältnismässig schwach (Lavendelwasser), so blieb es bei dieser Reaktion, war sie stärker (Salzsäure), so wischte das Tier mit Kieferfüssen und Beinen die inneren Antennen wiederholt ab, dann die Antennen, und, was sehr merkwürdig ist, aber regelmässig beobachtet wurde, die Augen. Nach einiger Zeit kamen die inneren Antennen gewissermassen prüfend wieder zum Vorschein und je nachdem der Reizstoff sich schon genügend verteilt hatte, oder nicht, blieben sie oben oder wurden von neuem versteckt. Wenn, was sehr häufig der Fall ist, ein grosser Teil der äusseren Antennen fehlte, störte das die Reaktionsfähigkeit und Empfindlichkeit durchaus nicht.

Ich glaube, man wird nicht fehl gehen, wenn man die beschriebenen Reaktionen von *Astacus* so deutet, dass das Lavendelwasser und die Salzsäure in den inneren Antennen eine heftige, unangenehme, dem Schmerz vergleichbare Empfindung erregt, die erstgenannten Stoffe dagegen in jenen Teilen ebenfalls eine Empfindung anregen, welche aber nicht schmerzhaft ist, vielleicht nicht einmal unangenehm. Die Bewegung der Antenne zeigt nur an, dass die Gegenwart der zugeführten Lösung bemerkt worden ist, und dient wahrscheinlich dazu, die Empfindung zu verstärken, um sie deutlicher zu erkennen. Der Beweis dafür, dass die inneren Antennen die Stelle der Perzeption des Reizes darstellen, ist mit den mitgeteilten Versuchen nicht erbracht, doch scheint mir, wie schon oben bei

Pagurus bemerkt, die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme gross zu sein, da bei den verschiedensten Krebsarten alles auf die inneren Antennen und ihre blassen Kolben und Fäden als die Schmeckorgane hinweist.

Eigene anatomische Untersuchungen über diese Sinnesorgane habe ich nicht mitzuteilen, ich muss in dieser Hinsicht auf die verschiedenen Arbeiten verweisen, welche den Gegenstand mehr oder weniger ausführlich behandeln (Leydig, Kräpelin u. A.)

Carcinus maenas.

Strandkrabben in grösserer Anzahl konnte ich zu Versuchen während vorübergehenden Aufenthalts auf den Inseln Norderney und Sylt verwenden. Was ich beobachtete, war folgendes: Wenn man ein Stück Fleisch in etwa 1 cm Abstand vor dem Kopfe des Tieres vorbeibewegt, geraten die für gewöhnlich ruhig gehaltenen kleineren inneren Antennen sofort in heftige vibrierende Bewegung. Die Krabbe greift aber nie nach dem Fleische. Wird das Fleischstück soweit genähert, dass die Antennen dasselbe berühren können, so betasten sie das Fleisch rasch und lebhaft. Nur dann, wenn die Mundteile direkt berührt werden, greift das Tier mit den Scheeren nach dem Fleische und kaut daran. Dies ist indessen kein Zeichen von Schmeckvermögen der Mundteile, denn das Verhalten ist nicht anders, wenn man sie mit geschmacklosen Stoffen berührt. Liess ich Glycerin über die kauenden Mundteile fliessen, so stiess die Krabbe sofort heftig das Fleischstück von dem Munde fort. Die äusseren Antennen werden durch Glycerin nicht beeinflusst, die inneren dagegen, seiner Einwirkung ausgesetzt, werden alsbald unter dem Kopfe versteckt. Auf die Mundteile ist ein flüssiger Reizstoff schwer anzuwenden, weil der Strom des Atemwassers die Stoffe sogleich wegspült. Gelang es aber einmal, einen Tropfen Glycerin über die Mundteile fliessen zu lassen, so machten diese heftige Bewegungen und das Tier ergriff die Flucht.

Auch bei den Krabben sprechen also die Versuche einigermassen für Schmeckvermögen der inneren Antennen, machen es aber auch hier wahrscheinlich, dass die Mundteile (Kieferfüsse) Sitz eines weiteren Schmeckorganes sind. Die äusseren Antennen sind hier wie bei *Astacus* und *Pagurus* keine Schmeckwerkzeuge. Abweichend von den beiden anderen genannten Krebsarten zeigt sich die Strandkrabbe darin, dass sie, wie erwähnt, mit ihren inneren Antennen ganz entschieden tastet, wenn der Gegenstand ihrer Aufmerksamkeit dem Kopfe genügend nahe ist. Diese Kopfanhänge dienen also sowohl dem mechanischen wie dem chemischen Sinne, und es ist mir wahrscheinlich, dass dabei dieselben Hautsinnesorgane, die blassen Fäden, in beiden Fällen die Perzeptionsorgane darstellen. Sie wären dann Wechselsinnesorgane. Natürlich ist nicht erwiesen, dass nicht die blassen Fäden dem chemischen Sinne allein dienen und für den mechanischen Sinn (Tastsinn) besondere Organe in Wirksamkeit treten; auch fehlt es an eigentlichen Tasthaaren an der inneren Antenne nicht. Jedoch werden beim Tasten mit der Antenne die blassen Fäden von der Berührung sicher mitgetroffen und dass sie auf diese mechanische Erregung nicht mit Empfindung reagieren sollten, scheint mir zweifelhaft.

Inwieweit die Krabben sich vom chemischen Sinne leiten lassen, ist schwer festzustellen; aus der Art und Weise, wie sie von den Anwohnern der Nordsee gefangen werden, besonders von den Badegästen der friesischen Inseln, ergiebt sich keine Aufklärung in dieser Frage. Ich habe gesehen, wie sich auf dem Wattenmeer zwischen der Insel Sylt und dem Festlande in einer halben Stunde viele Dutzende fangen liessen, indem vom Boot aus auf den Grund (2—3 Meter in die Tiefe) Schnüre hinabgelassen wurden, an denen ein Wurm als Köder angebracht war. Das Wasser war sehr trübe, also die Lichtmenge auf dem Grunde sicher gering. Trotzdem hingen nach wenigen Minuten

an jeder Angel immer mehrere Krabben. Dabei wurde immer wieder der gleiche Wurm als Köder hinabgelassen. Da ist es nun offenbar nicht sehr wahrscheinlich, dass der Geschmack die Krabben zum Anbeissen brachte. Denn ein Wurm, der ½ Stunde im Wasser hängt, dabei fortwährend von den anhängenden Krabben gezerrt und gequetscht wird, giebt gewiss nur noch höchst wenig lösliche und schmeckbare Bestandteile von sich, durch welche die Krabbe erregt werden könnte. Trotzdem findet diese den Köder. Kinder habe ich öfters Krabben mit blossen Schnüren, ohne Köder angeln sehen. Nach dem Gesagten glaube ich annehmen zu dürfen, dass bei der beschriebenen Art, die Krabben zu angeln, diese durch Tastsinn und allenfalls den Gesichtssinn zum Anbeissen veranlasst werden, nicht oder mindestens nicht allein durch den Geschmack. Es lässt sich leicht beobachten, dass eine im flachen Wasser sitzende Krabbe jeden nahe vorgehaltenen Gegenstand, besonders wenn er sie berührt, mit ihren Scheeren packt und, wenn er sich gut fassen lässt, eine Weile festhält. Dagegen ist nicht zu bemerken, dass die Krabben einen Köder, der fern von ihnen sich befindet, aufsuchen.

Dass die Krabbe, wenn sie von selbst auf Jagd ausgeht und Nahrung sucht, hiebei den chemischen Sinn zu Hilfe nimmt, ist jedoch mit dem Gesagten nicht bestritten, in einem gewissen Grade ist dies sogar wahrscheinlich. Sie könnte z. B. durch den Geschmackssinn darüber unterrichtet werden, ob unter dem Sande, auf welchem sie sitzt, der morastige Grund sich befindet, den manche Würmerarten als Aufenthaltsort wählen, von denen sie sich nähren könnte. Auch wird sie einen im Sande vergrabenen faulenden Fisch und ähnliches durch ihren chemischen Sinn bemerken. Experimenteller Prüfung sind diese Dinge sehr wenig zugänglich.

Amphipoden und Isopoden.

(Asellus, Gammarus, Niphargus.)

Bei keinem dieser Tiere ist es mir gelungen, es durch einen Geschmacksreiz anzulocken, zum Teil aus Unkenntnis der für sie anziehenden Stoffe, zum Teil aber auch wieder deshalb, weil diese kleinen Krustentiere sich sehr wenig vom Geschmackssinne leiten lassen. Ich musste mich daher auf Abstossungsreaktionen beschränken, welche indessen auch nur schwierig zu erzielen sind; die bei grossen Tieren (wie *Astacus*) angewandten Methoden sind hier nicht zu brauchen, da, wenn man aus einer Pipette Flüssigkeit zuströmen lässt, die mechanische Wirkung der strömenden Flüssigkeit auf die kleinen Teile der zartgebauten Tiere von der chemischen Reizwirkung zu schwer zu trennen sind. Schliesslich fand ich folgenden Weg erfolgreich: Ich legte kleine Kristalle einer löslichen Substanz auf den Boden des Glasgefässes in dem die Tiere sich befanden, und näherte sie dann unter Wasser mit einer Nadel vorsichtig dem Kopfe des zu untersuchenden Individuums bis auf wenige Millimeter. Besonders geeignet sind gefärbte Kristalle, deren Diffusion im Wasser deutlich sichtbar ist (Pikrinsäure, Kaliumbichromat). Indessen geht es auch bei farblosen Salzen gut an; natürlich muss dabei das Wasser frei von Strömung sein. Zweckmässiger fand ich langsam sich lösende Stoffe, wie Chlorbaryum und Pikrinsäure, während Kaliumbichromat etwas zu rasch sich löst, ebenso Saccharin.

In dem Augenblicke, in welchem man sieht, dass die lösliche Substanz auf dem Wege der Diffusion zum Kopfe des Tieres gelangt ist, gehen Asellus cavaticus und Niphargus rückwärts, oder schnellen sich lebhaft in die Höhe. Gammarus ist für diese Versuche zu unruhig, ich erhielt bei ihm keine Resultate. S i c h e r i s t a b e r, d a s s A s e l l u s a q u a t i c u s v i e l w e n i g e r c h e m i s c h r e i z b a r i s t, a l s s e i n b l i n d e r V e r w a n d t e r a u s t i e f e m B r u n n e n (A s e l l u s c a v a t i c u s);

dabei ist er im übrigen Verhalten eigentlich lebhafter. Ersteren sah ich häufig über einen Chlorbaryumkristall hinwegkriechen, auch auf einem solchen sitzen bleiben; die pigmentlose Form thut das nie, kehrt vielmehr stets um. Dass dies Verhalten bei Asellus cavaticus auf chemischer Reizung beruht, erkannte ich daran, dass er vor ähnlich geformten Glasstücken nie rückwärts entwich. Er kletterte ruhig hinüber.

Abschneiden der langen Antennen ändert am Benehmen des Tieres in dieser Beziehung nichts, die kurzen konnte ich nicht ohne sonstige Schädigung des Tieres entfernen.

Auch Copepoden, Daphniden, Ostracoden zeigen Äusserungen von Schmeckvermögen, indem sie diejenigen Teile ihres Wasserbehälters vermeiden, welchen schmeckbare Stoffe beigemischt sind.

Seit langem nimmt man nach Leydig's Vorgange an, die Organe dieses Schmeckvermögens bei den niederen Krebsen seien die blassen Zapfen und Kolben der ersten Antennen. Die Hauptstützen dieser Ansicht sind:

1) Dass der anatomische Bau die Organe zur chemischen Sinnesperception sehr geeignet erscheinen lässt.

2) Dass Dunkelformen, denen der Gesichtssinn abgeht, stärkere Entwicklung dieser Organe zeigen.

3) Dass bei vielen Arten die männlichen Tiere, welche nachweislich die weiblichen aufsuchen (auch bei Nacht), mehr und grössere Kolben zu besitzen pflegen.

4) Dass Arten, deren sitzende oder parasitische Lebensweise die Bedeutung des chemischen Sinnes vermindert, keine solchen Organe besitzen (Cymothoiden).

5) Dass die genannten Organe offenbar den blassen Fäden der höheren Krebse funktionell und morphologisch gleichwertig sind, bei welchen charakteristische Bewegungen der Geschmacksantenne beobachtet werden.

Fügen wir hierzu den von mir erbrachten Beweis, dass der blinde Asellus cavaticus mit seinen grossen Kolben chemisch viel reizbarer ist, als der sehende Asellus aquaticus mit seinen kleineren Kolben, so ist, glaube ich, die Annahme Leydig's, dass die blassen Kolben und Fäden der Krebse dem chemischen Sinne (Leydig nannte es „Geruch") dienen, über die Grenzen der Wahrscheinlichkeit erhoben. Auch meine obigen Beobachtungen an *Dekapoden*, besonders *Astacus*, sind hier mit heranzuziehen.

Ganz allgemein wird den blassen Kolben und Cylindern eine sexuelle Bedeutung zugeschrieben, d. h. sie sollen dem Männchen das Aufsuchen des Weibchens ermöglichen, welch letzteres dem Wasser einen spezifischen Geschmack mitteilen müsste. Ich glaube, dass diese Fähigkeit des Männchens überschätzt wird und dass die sexuelle Bedeutung des chemischen Sinnes nach einer etwas anderen Seite hin zu suchen sein wird. Das begattungsfähige Männchen wird das Weibchen sehen oder zufällig in dessen Nähe kommen; dann erst tritt der chemische Sinn in Wirksamkeit, indem das Sekret des Weibchens ein Reizmittel für den Geschlechtstrieb des Männchens bildet. Vielleicht kann auch das Männchen erkennen, ob das Weibchen schon befruchtet ist oder nicht. Beachtenswert ist die Angabe J. Vosseler's (319), dass bei Copepoden das begattende Männchen mit den (kolbentragenden) ersten Antennen das vierte Beinpaar des Weibchens umklammert. In den Beinen des Weibchens münden aber nach Rehfeld (257) Drüsen, die beim Männchen viel schwächer entwickelt sind. Dadurch kommen die Sinnesorgane der männlichen Antennen in innigste Berührung mit dem weiblichen Drüsensekret, wodurch der Geschlechtsakt reflektorisch ausgelöst werden könnte. Es würde also die dritte Phase der Thätigkeit des chemischen Sinnes hier vorzugsweise in Frage kommen, weniger die zwei ersten Phasen.

Die ungleiche Ausbildung der blassen Kolben bei Männchen und Weibchen findet sich übrigens

nicht bei allen niederen Crustaceen. Es ist im Gegenteil schon von verschiedenen Autoren hervorgehoben worden, dass bei manchen niederen Crustaceen (*Halocypriden*, *Claus*) die Leydig'schen Kolben bei beiden Geschlechtern gleich entwickelt sind, dagegen Auge und Tastborsten beim Männchen stärker als beim Weibchen ausgebildet erscheinen.

Als klassisches Beispiel ungleicher Ausbildung der Kolben kann *Leptodora hyalina* gelten. Nach Weismann hat hier das ausgewachsene Weibchen 9, das Männchen über 70 „Riechfäden“, die Länge der Antenne in beiden Fällen ist 0,19 bezw. 1,45 mm.

Den in Menge existierenden Beschreibungen vom anatomischen Baue der Schmeckzapfen habe ich nichts neues hinzuzufügen. In dem Litteraturverzeichnis habe ich eine Anzahl Schriften mitaufgeführt, in welchen über Bau, Anordnung und Bedeutung der blassen Antennenanhänge verhandelt wird, ohne indessen Vollständigkeit bieten zu können.

Von der Beschreibung Leydig's muss ich insofern abweichen, als ich die Durchbohrung des Endknöpfchens der Zapfen bei Asellus (Fig. 92) nicht bemerken konnte und die Gründe für Existenz einer solchen Durchbohrung nicht anerkennen kann (vergl. auch 216 pg. 24 f.)

In Fig. 93 und 94 habe ich die Antennenspitze von Asellus aquaticus mit derjenigen eines gleichgrossen Asellus cavaticus zusammengestellt, um den Unterschied der Zapfen zu zeigen. Noch viel grösser ist der Unterschied zwischen *Niphargus* und *Gammarus* Fig. 97 und Fig. 96.

Recht bezeichnend ist es, dass diejenigen Vertreter der Amphipoden, welche nicht im Wasser leben, sondern auf dem feuchten Meeresstrande umherhüpfen (*Talitrus* und *Orchestia)* die Schmeckzapfen an den Antennen nicht besitzen. Die Antennenspitzen dieser Tiere erinnern vielmehr stark an die der Landasseln (*Armadillo*, *Porcellio*, *Oniscus*). Der aus einem dickwandigen Chitinrohre hervorragenden Besen (Fig. 91) ist *Talitrus* mit den Landasseln gemein, und findet sich bei ihm an der Spitze aller vier Antennen. Die übrigen Glieder der Antennen tragen starke, oft gespaltene Borsten, aber keine spezifischen Gebilde wie die Kolben.

Bei den parasitisch lebenden Cymothoiden sind die Antennen kurz und gedrungen wie der ganze Körper und die Extremitäten; es finden sich auf ihnen von Sinnesorganen nur ganz spärliche Härchen, die zuweilen gruppenweise zusammenstehen.

Die Formen *Mysis*, *Caprella* und *Protella* habe ich nicht eingehend untersucht, und mich nur davon überzeugt, dass bei ihnen die Schmeckfäden an den Antennen sehr zahlreich und gross sind. (Fig. 95.)

Die Würmer.

Die Egel.

Die Arten, mit welchen ich experimentierte, sind *Hirudo*, *Aulastomum*, *Nephelis* und *Clepsine*. Anatomisch untersuchte ich *Hirudo* und *Nephelis*.

Mein Resultat ist kurz dieses: Die von Apáthy u. A. beschriebenen segmentalen Sinnesorgane in Form von innervierten Epithelknospen, welche ganz besonders zahlreich den oberen Mundrand (Oberlippe) einnehmen, sind ausser den Augen die einzigen Hautsinnesorgane der Egel. Sie müssen also sämtlichen Sinnesthätigkeiten dienen, deren die Haut überhaupt fähig ist. Neben dem Tastsinne, den niemand dem Egel absprechen kann, besitzt die Haut noch Sinnesempfindlichkeit für thermische und chemische Reize. Die Epithelknospen der Egelhaut sind somit Wechselsinnesorgane des mechanischen, thermischen und chemischen Sinnes.

Indem ich im Folgenden die Experimente zur Feststellung des Schmeckvermögens mitteile, halte ich mich in der Hauptsache an den Blutegel, *Hirudo medicinalis*, die geringen Abweichungen der anderen Arten führe ich zum Schlusse an.

Ich experimentierte in der Weise, dass entweder die Egel in einem Glasgefäss mit ebenem Boden sich befanden, vom Wasser nur halb bedeckt, wo dann die Tropfen reizender Flüssigkeiten mittelst feiner Pipetten an jede beliebige Stelle des Körpers direkt gebracht werden konnten; oder es befanden sich die Tiere in tiefem Wasser und nur wenn sie den Kopf aus dem Wasser herausstreckten, konnte dieser durch Flüssigkeitstropfen oder eine riechende Substanz gereizt werden.

Riechende Substanzen wirken im allgemeinen sehr stark auf das Kopfende, die Egel werden durch den $^1/_2$—1 cm entfernten Riechstoff ins Wasser zurückgetrieben, bezw. am Verlassen desselben gehindert. Dies gibt auch Graber an. Dagegen konnte ich Graber's weitere Angabe nicht bestätigen, dass der Reiz selbst durch eine mehrere Millimeter dicke Wasserschicht hindurch wirken soll. Graber berichtet, die Egel würden, wenn sie den Kopf einige Millimeter unter der Wasserfläche haben, durch einen über das Wasser gehaltenen Reizstoffträger (befeuchteter Glasstab) schon zurückgetrieben. Ich habe dies oft versucht, und nie mehr als vielleicht $^1/_2$ mm Wasser für die Reizwirkung durchgängig gefunden.

Die hiebei mit Erfolg gebrauchten Materialien waren ätherische Öle (Terpentin-, Cedern-, Bergamottöl), Benzol, Toluol, Xylol, Creosot, Holzessig, Schwefelkohlenstoff, Naphthalin und Menthol. Alle diese Stoffe zeigten keine qualitativen, nur quantitative Unterschiede im Reizerfolge.

Von Interesse ist es, dass auch Leuchtgas, das aus einem Rohre ganz langsam (also ohne beträchtliche Luftströmung zu veranlassen) ausströmt, vom Egel gleichfalls unangenehm empfunden wird und ihn mit Sicherheit in seinen Wasserbehälter zurücktreibt.

Was die Wirkung direkt den Körper des Egels berührender Flüssigkeiten betrifft, so kann die Reaktion auf ätzende Stoffe, wie Säuren und Alkalien selbst in starker Verdünnung nicht auffallen und jedenfalls nicht zum Nachweis von Schmeckvermögen benützt werden. Dass dagegen manche sogenannte indifferente Bitterstoffe und süsse Stoffe energische Reaktion hervorrufen, betrachte ich nach

dem im allgemeinen Teile Gesagten als Beweis für Existenz von Schmeckvermögen der ganzen Haut. Eine beträchtliche Steigerung der Empfindlichkeit gegen Geschmackseindrücke findet sich an der Oberlippe, im übrigen ist der Körper ziemlich gleichmässig empfindlich. Aus begreiflichen Gründen lässt es sich nur wahrnehmen, wenn der Reizstoff dem Tiere unangenehme Empfindungen verursacht. Die Folge chemischer Reizung an einer beliebigen Hautstelle ist sofortige Kontraktion der gesamten Muskulatur des Segmentes, welches direkt gereizt wurde und der nächst benachbarten Segmente. Es reagiert also nicht etwa, wie bei manchen Mollusken, nur die unmittelbar betroffene Hautstelle durch Zusammenziehung ihrer Muskulatur, sondern die Kontraktion ist stets eine zirkuläre, den ganzen Körperquerschnitt betreffende. Und zwar scheinen sowohl Längs- wie Ringmuskeln in Thätigkeit zu treten. Denn erstens rücken die ringförmigen Hautsegmente der gereizten Stelle sofort dichter zusammen, was auf Wirkung der Längsmuskeln deutet, und zweitens wird der Körperquerschnitt an der gereizten Stelle verkleinert, es bildet sich eine seichte zirkuläre Einschnürung. Dies muss auf Ringmuskelwirkung beruhen.

Bei leichten Graden von Reizung, bei Anwendung schwacher Reizstoffe oder sehr verdünnter Lösungen kann das Zusammenrücken der Segmente ausbleiben, und man sieht dann nur jene seichte Einsenkung sich bilden. Umgekehrt, bei starker Reizung schliesst sich an die lokale Reaktion eine allgemeine an. Der Egel macht lebhafte Bewegungen mit dem ganzen Körper und sucht zu entfliehen. Häufig geht er dabei aus der kriechenden Bewegungsart in die schwimmende über, wobei das Wasser seinen Körper wirksamer bespült und den unangenehmen Reizstoff beseitigt.

Bemerkenswert ist, dass eine gereizte Stelle in der Mitte des Körpers nie durch seitliches Wegwenden, oder durch Tiefertauchen im Wasser reagiert, sondern stets nur auf die beschriebene Weise durch lokale Zusammenziehung. Der Egel vermag also nicht mit einem beliebigen Teile seines Körpers dem Reize zu entfliehen. Anders der Kopf; trifft diesen der chemische Reiz, so flieht er diesen augenblicklich mit Sicherheit und Geschick. Er weicht entweder seitlich, nach oben oder unten ab, oder er zieht sich gerade nach hinten zurück, indem der ganze Vorderkörper sich verkürzt. Diesen Unterschied zwischen Kopf und Rumpf beobachtete ich bei allen meinen Versuchstieren aus der Klasse der Würmer. Das hintere Körperende ist hierin dem vorderen nicht gleichwertig. Es ist beim Egel der unempfindlichste Teil, es kann nie zum seitlichen Ausweichen gebracht werden, sondern wenn der Reiz stark genug ist, um den Saugnapf zum Loslassen zu veranlassen, pflegt das ganze Tier gleich die Flucht zu ergreifen.

Von den verschiedenen Chemikalien, welche ich zu den Reizversuchen verwandte, habe ich noch einiges einzelne zu berichten. Chininbisulfat in der Koncentration $^1/_{80}$ reizt so heftig am ganzen Körper, dass eine Steigerung des Reizerfolges gegen den Kopf hin nicht zu bemerken ist. Das neutrale Chininsulfat wirkt viel schwächer, vor allem wohl desshalb, weil seine grösstmöglichste Koncentration immer noch relativ gering ist.

Auffallender Weise ist hier in einer Reihe mit dem Chinin das intensiv süsse Saccharin zu nennen, indem dessen Wirkung auf *Hirudo* mit derjenigen des Chinins qualitativ identisch ist (es wurde in starker Lösung verwendet, $^1/_{10}$—$^1/_{20}$). Noch stärker als das saure Chininsulfat reizt Strychninnitrat in den Verdünnungen $^1/_{150}$, $^1/_{600}$, $^1/_{1500}$, letztere Verdünnung wirkt etwa wie die Saccharinlösung. Übrigens sind die individuellen Verschiedenheiten oft recht bedeutend. So wirkte bei einem Egel Strychnin $^1/_{150}$ nur so stark, wie bei einem anderen Exemplare $^1/_{600}$; $^1/_{1500}$ bei ersterem eben nur noch nachweisbar, dagegen Saccharin sehr stark, Chinin auffallend schwach.

Schwefelwasserstoffwasser ist stets wirkungslos, und auch verschiedene Zuckerarten, die ich in

höchsten Concentrationen anwandte, unterscheiden sich von dem Saccharin durchaus, indem sie wie Wasser an dem Egel abflossen, ohne diesen irgendwie sichtbar zu erregen.

Auffallend war mir bei *Hirudo*, wie bei manchen anderen Wirbellosen, die grosse Empfindlichkeit gegen Chloralhydrat. Für mich ist schon die Lösung 1/50 in kleineren Quantitäten geschmacklos. Dieselbe Concentration veranlasst aber die Egel zu heftiger Zusammenziehung der Körperringel und raschem Wegwenden des Kopfes. Ebenso die Verdünnungen 1/100, 1/200, während 1/300 eben noch deutlich augenblickliche Reaktion erkennen lässt. 1/400 bewirkte bei meinen Versuchstieren erst nach 5—10 Sek. langsames Zurückziehen des Kopfes.

Aus diesen Versuchen mit Substanzen, welche mit allem Rechte zu den „indifferenten“ gerechnet werden dürfen, geht, wie ich glaube, unzweifelhaft hervor, dass die Haut des Egels Schmeckvermögen besitzt, und zwar nicht nur die Mundgegend, sondern die ganze Haut. Dies stimmt nun auch sehr gut mit dem anatomischen Befunde; denn wir finden die Organe, welche auf der zum Schmecken naturgemäss am meisten benützten Oberlippe sich in grosser Zahl zusammenschaaren, spärlicher verteilt auf der ganzen Körperoberfläche wieder. Wir finden ausser ihnen keine anderen Sinnesepithelien auf der Körperoberfläche verstreut, daher ergiebt sich von selbst der Schluss, dass jene Organe dem Schmeckvermögen dienen. Ich glaube, wir brauchen nicht anzunehmen, wie es schon geschehen ist, dass die 8 Augen des Blutegels dem Geschmacks- und Tastsinne neben ihrer Sehfunktion dienen; dazu erscheinen sie doch schon zu weit spezifisch zu lichtempfindenden Organen umgebildet. Die Thatsache, dass die Oberlippe, über welcher die Augen stehen, so speziell geschmacksempfindlich ist, lässt sich ja auf die ungezwungenste Weise damit erklären, dass die Epithelknospen der Haut sich an jener Stelle in ganz besonderer Weise häufen und hier dicht bei einander stehen.

Ein inneres Geschmacksorgan scheint den Egeln zu mangeln, wenigstens habe ich keine im Munde gelegenen Nervenendapparate gesehen und auch nirgends eine Angabe über solche gefunden.

Dass die Egel von ihrem Geschmackssinne Gebrauch machen, ist bekannt, und es wird in dieser Hinsicht immer angeführt, dass die Blutegel nicht dazu zu bringen sind, an nicht gereinigten, schweissigen Hautstellen anzubeissen, dass sie dagegen besonders leicht anbeissen, wenn die betreffende Stelle mit Milch, Blut oder Zuckerlösung bestrichen wird. Nach M i l n e E d w a r d s soll selbst Milch, welche mit Coloquinthen bitter gemacht ist, den Egel nicht am Anbeissen hindern. Wie dies mit meinen Beobachtungen über die hochgradige Empfindlichkeit gegen Bitterstoffe zusammen zu reimen ist, weiss ich nicht.

Hierher ist noch eine Erfahrung zu zählen, die nämlich, dass Blutegel es lieben sollen, wenn gewisse Pflanzen in dem von ihnen bewohnten Wasser wachsen, während andere, die dem Wasser einen bestimmten Geschmack verleihen, welcher ihnen unangenehm ist (Ellern, Erlen), die Egel vertreiben und an Teichen, in welchen Blutegel gezüchtet werden sollen, zu vermeiden sind.

Die kleine Egelart *Nephelis* scheint sich ganz wie *Hirudo* zu verhalten, auch in den histiologischen Verhältnissen der Sinnesorgane; experimentelle Untersuchungen sind wegen der Kleinheit und der steten Unruhe namentlich junger Tiere ungleich schwerer auszuführen.

Der Rollegel *Clepsine* und der Pferdeegel *Aulastomum* verhalten sich insofern ähnlich, als bei ihnen die Reizbarkeit im allgemeinen merklich geringer ist als bei erstgenannten zwei Arten, und dabei deutlicher auf den Kopf hin concentriert ist. Der Kopf ist bei ihnen viel empfindlicher als der Rumpf, welch letzterer auf Chinin oft gar nicht reagiert.

Bei Egeln, welche auf dem Lande leben, scheint es auch ein Riechvermögen zu geben, das nach einer vorliegenden Angabe recht scharf sein müsste. Schmarda berichtet in seiner „Reise um die Erde“ von dem auf Ceylon häufigen Egel *Hirudo ceylonica*, dass er auf dem Lande lebt, im Walde und selbst auf Bäumen. Dieser Egel wird den Menschen lästig, indem er sie sogar während des Marsches anfällt, sich von den Bäumen herabfallen lässt und an der Haut festsaugt.[1] Schmarda schreibt ihm die Fähigkeit zu, Menschen oder Tiere aus der Ferne zu wittern, also ein Riechvermögen. Es müsste interessant sein, dies Tier histiologisch zu untersuchen. Bei der grossen Empfindlichkeit, welche unsere Egel gegen Riechstoffe haben, selbst gegen solche, welche, wie das Leuchtgas, nicht ätzen, ist es nicht undenkbar, dass dieselben Organe, welche hier neben dem Gefühl dem Geschmacke dienen, dort mit geringer Modifikation zu Riechorganen werden.

Schliesslich habe ich noch mitzuteilen, dass ich durch Cocain die Empfindlichkeit der verschiedenen Egel herabsetzen, durch Strychnin erhöhen konnte. Das Cocain wurde mit einem weichen Pinsel in 4% Lösung aufgestrichen und vernichtete vorübergehend an den bestrichenen Teilen die Sensibilität, wie mir schien, fast völlig. Ein am Kopfe so behandelter Egel, der sich schon in reinem Wasser einige Zeit erholt hatte, tauchte bei den lebhaften Bewegungen seines Vorderkörpers diesen einmal in einen vorgehaltenen Tropfen 33% Essigsäure, ohne nur im mindesten zurückzuzucken, während doch die Säure seine Haut heftig anätzte. (Vergl. auch Richard (263), welcher ebenfalls lokale Anästhesierung beim Regenwurm beobachtete.)

Strychnin liess ich in Lösungen von 1 : 10000 bis 1 : 100000 stundenlang einwirken, und fand dann Verdünnungen von Chinin und Chloralhydrat noch erregend wirksam, die zuvor wirkungslos geblieben waren.

Der Regenwurm.

Unsere gemeinen Regenwürmer sind für chemische Hautreizungen noch empfindlicher als die Egel. Gemeinsam mit diesen ist ihnen die Eigenschaft, dass die Reizbarkeit am Kopfe bedeutend grösser ist, als in der Körpermitte, überhaupt am Rumpfe. Dem Regenwurm eigentümlich ist eine sehr hochgradige Empfindlichkeit des Hinterendes; dieselbe kommt der des Kopfes graduell ziemlich gleich. Bei genauerer Prüfung stellt sich indessen ein Unterschied heraus. Das Kopfende nämlich besitzt die Fähigkeit, dem reizenden Stoffe auszuweichen, wie beim Egel, und zwar je nach Umständen entweder nach der Seite oder oben, oder durch Zusammenziehen der vorderen Körperringel, wodurch der Kopf zurückgezogen wird. Das Hinterende dagegen ist nur der letzten Reaktionsart fähig, es weicht nie seitwärts aus. Die Rückenseite ist empfindlicher als die Bauchseite.

Die Reaktion des Rumpfes ist der bei den Egeln gleich, d. h. man bemerkt örtliche Zusammenziehung der gereizten Stelle, so dass die Ringel hier dichter als anderwärts stehen. Wenn die Rumpfoberfläche in grösserer Ausdehnung von einer reizenden Flüssigkeit getroffen wird, gerät das ganze Tier in heftigste Erregung und schnellt sich lebhaft umher. Ausweichen kann der Rumpf des Regenwurms so wenig, wie der anderer Anneliden.

Alles dies gilt eben sowohl für flüssige wie für dampfförmige Reizstoffe.

Um die isolierte Reizung kleiner Stellen sicherer durchführen zu können, verwendete ich möglichst grosse Exemplare (0,1—0,2 m lang),[2] die zugleich sich als empfindlicher erwiesen, als kleine Tiere. Die Reizstoffe waren dieselben wie bei den Egeln.

---

[1] Diese Angabe bestätigt Haeckel in seinen „Indischen Reisebriefen.“

[2] von der Spezies *Lumbricus terrestris*.

Durch geeignete Verdünnung der Lösungen, welche am ganzen Körper reizen, lassen sich Flüssigkeiten herstellen, die nur am Kopf und Hinterende, oder bloss am Kopfe reizen.

Von flüchtigen Stoffen reizen die stärksten überall (Rosmarinöl, Xylol etc.) andere (Kreosot) nur an den beiden Enden, schwache, wie Schwefelkohlenstoff, nur am Kopfe.

Die hohe Empfindlichkeit des Vorderendes erstreckt sich nur auf den Kopf selbst, besonders dessen Spitze und die Mundgegend; die nächstfolgenden Körpersegmente scheinen sich von den späteren nicht zu unterscheiden.

Dass das Hinterende den Rumpf an Sensibilität übertrifft, ist nicht wunderbar, da es bei dem nicht selten vorkommenden Rückwärtskriechen zur Untersuchung des Weges dient, und in diesem Falle alle Reize, welche von diesem ausgehen, seien sie mechanischer oder chemischer Natur, zuerst empfängt. Doch möchte ich glauben, dass die wirkliche Sensibilität des Afterendes nicht um so viel die des Rumpfes übertrifft, wie es auf den ersten Blick scheint. Man kann hier eine Parallele zu der Empfindlichkeit der Landschneckenfühler ziehen: Diese Teile sind es, an welchen der Erfolg der Reizung besonders deutlich sichtbar wird. Das Zurückzucken des Hinterendes ist auffallender, als die Zusammenziehung der Körperringel, wie die Einstülpung der Schneckenfühler ein auffallenderer Erfolg der Reizung ist, als die Bewegung der in Wahrheit nicht viel weniger empfindlichen Lippen.

Das Ergebnis meiner Versuche am Regenwurm ist also unzweideutig und lautet: Der Regenwurm besitzt an seiner ganzen Körperoberfläche Riech- und Schmeckvermögen, dessen Feinheit und Empfindlichkeit gegen Kopf und After hin zunimmt. Weniger klar aber ist die Deutung dieses Resultates. Beim Blutegel hatten wir wenigstens die eine Angabe, dass er gewisse im Wasser stehende Pflanzen scheut, welche Stoffe an's Wasser abgeben; da war es nun leicht denkbar, dass diese Stoffe auf seiner mit Schmeckvermögen ausgestatteten Haut unangenehme Empfindungen hervorrufen, „unangenehm schmecken.“ Anders beim Regenwurm; hier wüsste ich nichts anzuführen, was Zeugnis dafür ablegte, dass ein freilebender Regenwurm Gebrauch von dem chemischen Sinne seiner Haut machte. Ja nicht einmal den Geschmacksorganen in der Umgebung des Mundes wird viel zugemutet werden, da der Regenwurm wahllos verdauliche Gegenstände mit unverdaulichen verschlingt, und die Auswahl des für den Haushalt seines Organismus notwendigen erst von der resorbierenden Darmschleimhaut treffen lässt. Er ist kein Feinschmecker und wozu benötigt er dann feinen Schmeckvermögens? Auch die Wahrnehmung gas- oder dampfförmiger Stoffe, das Riechvermögen, wird dem unintelligenten Tiere wenig zu statten kommen. Ich vermute, dass die Bedeutung des so ausgebildeten Schmeckvermögens zum Teil in der Wahrnehmung von Feuchtigkeit, von Wasser zu suchen sein könnte. Freilich ist die Wahrnehmung der Feuchtigkeit, des Nassen, keine einfache Empfindung, wie die des Süssen etc. Es ist nicht allein der Geschmackssinn, der dabei erregt wird — dass uns reines Wasser geschmacklos erscheint, ist kein Grund für die Annahme, dass dieses bei Tieren ebenso sei, — es kommen vielmehr bekanntlich zur Empfindung der Nässe Temperatur- und Tastsinn zusammen, und bilden eine Mischempfindung. Wenn wir Nässe mit der äusseren Haut wahrnehmen, sind diese beiden letzten Sinne die einzigen, die dabei ins Spiel kommen. Ob eine Flüssigkeit jedoch, die wir im Munde haben, Wasser ist, zu dieser Entscheidung hilft auch der Geschmackssinn mit, freilich beim Menschen nur in einer negativen Weise, indem er die Abwesenheit beigemischter schmeckbarer Stoffe konstatiert. Die Thatsache, dass Wasser eine ganz bestimmte (süsse) Geschmacksempfindung im Munde erzeugt, wenn man denselben vorher mit einer Lösung von Kaliumchlorat ausgespült hat, zeigt aufs deutlichste, dass auch reines Wasser zu chemischen Umsetzungen in den Geschmacksorganen Anlass geben kann, wenn dieselben zuvor, wie in diesem Falle durch jenes Salz, in einen besonderen Zu-

stand der Empfänglichkeit gebracht sind. Ein solcher Zustand kann aber bei anderen Geschöpfen sehr wohl als dauernd bestehend gedacht werden, und hierdurch könnte auch Wasser schmeckbar werden.

Bei dieser für ein Tier wie den Regenwurm so wichtigen Empfindung, welche ihm die Feuchtigkeit verursacht, werden voraussichtlich Geschmackssinn, Temperatur- und Tastsinn zusammenwirken; während aber bei Menschen die Mischempfindung, welche ihm diese drei Sinne von dem im Munde befindlichen Wasser übermitteln, durch dreierlei verschiedenen Sinnesorgane vermittelt wird, hat der Regenwurm, so nehme ich an, für alle diese drei Sinne gemeinsame Organe. Die Eigenschaften des Feuchten werden jede in ihrer Weise die Organe erregen, und diese Summe von Erregungen wird gewohnheitsgemäss als Empfindung des Feuchten gedeutet werden. Eine solche Annahme scheint mir besser und zwangloser, als die, dass die nachgewiesenen Äusserungen von Schmeckvermögen mehr ein zufälliger Befund wären, dass die Organe, die sonst dem Tastsinne dienten, zufällig auch die Fähigkeit hätten, chemische Reize zu percipieren, wie unser Auge „zufällig" die Eigenschaft hat, bei mechanischer Reizung durch Schlag oder Stoss Licht zu empfinden. Als ich von der Wahrnehmung der Feuchtigkeit durch Hautsinnesorgane sprach, habe ich damit nur ein Beispiel herausgegriffen, um zu zeigen, dass es auch Erregungsmittel für den Geschmackssinn geben kann, welche ausserhalb unserer gewohnten und vielbesprochenen vier Geschmacksqualitäten süss, sauer, bitter, salzig liegen. Es wird gewiss noch manche anderen Einwirkungsarten der Aussenwelt auf das Tier geben, die zwischen den Sinnen, die wir unterscheiden, in der Mitte liegen, und demgemäss Mischempfindungen erzeugen. In diesen Gebieten wird die Hauptwirksamkeit der Wechselsinnesorgane liegen.

Als eine gewissermassen zufällige Eigenschaft der Hautsinnesorgane des Regenwurms müssen wir es bezeichnen, dass sie Empfindlichkeit für bittere und süsse Stoffe besitzen. Man kann wohl sagen, dass ein freilebender Regenwurm kaum in die Lage kommen wird, mit bitteren oder süssen Substanzen in Berührung zu kommen. Andererseits sind diese Stoffe, wie Strychnin, Chinin, Saccharin, so ganz frei von gewebszerstörender Wirkung (vermöge deren sie zu den Tastorganen oder den sensiblen Nerven direkt vordringen und sie erregen könnten), dass man nicht umhin kann, anzunehmen, es müssen Hautsinnesorgane vorhanden sein, welche die spezifische Eigenschaft haben, dass selbst chemische Einflüsse geringster Energie in ihnen irgend eine Änderung bedingen. Dass die Bitterstoffe in der ganzen Tierreihe eine so ausgesprochene Wirksamkeit auf einen Teil der Sinnesepithelien auszuüben vermögen, ist um so auffallender, als wir gar nicht wissen, welcher chemischen Eigentümlichkeit sie diese Eigenschaft verdanken. Von der Aufklärung dieser chemischen Frage sind wir wohl noch weit entfernt; immerhin ist es vorderhand von einigem Werte, die Thatsache zu konstatieren, dass eine so weitgehende Übereinstimmung in den Stoffen besteht, welche von unserem menschlichen und von dem tierischen Geschmackssinne wahrgenommen werden, und dass Ausnahmen, wie ich sie an anderem Orte (218) mitgeteilt habe, doch immer selten sind.

Die Sinnesepithelien des Regenwurms.

Über die Organe des Hautsinnes bei *Lumbricus* besitzen wir eine neuere ausführliche Arbeit, auf welche ich wegen ihrer principiellen Wichtigkeit etwas näher eingehen muss (177). M. v. Lenhossék untersuchte genannte Organe mit Hülfe des Golgi'schen Verfahrens, welches sich bei Wirbeltieren so glänzend bewährt hatte. Das uns hier interessierende in Lenhossék's Resultaten ist folgendes. Am Aufbau der Epidermis beteiligen sich 1) Stützzellen, 2) Schleimzellen, 3) Nervenzellen. Die zwei ersten Formen gehen in einander über und stellen nur verschiedene Phasen der sekretorischen Thätigkeit dar. Die Nervenzellen „finden sich weder auf gewisse Gegenden beschränkt, noch an bestimmten

Stellen zu besonderen Sinnesorganen angehäuft, sondern erscheinen über alle Gebiete der Epidermis gleichmässig verteilt" (pg. 109). An ihrem basalen Pole zerfasern sich die Nervenzellen in eine Anzahl feiner Ausläufer, die ihrer Bedeutung nach in zwei Kategorien zerfallen: 1) in protoplasmatische Fortsätze oder Dendriten, 2) den stets einfachen Nervenfortsatz.

Ein freies Auslaufen von Nervenfasern in der Haut neben der Endigung in Sinneszellen kommt nicht vor. Über den Verlauf der Nervenfasern und die Deutung der Nervenzellen äussert sich Lenhossék zusammenfassend, wie folgt (pg. 103): „Es stellte sich heraus, dass die sensiblen Nervenzellen, d. h. die Elemente, die den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere entsprechend, den sensiblen peripherischen Fasern zum Ursprunge dienen, bei dem Regenwurm weder im Marke, noch in besonderen Ganglien zu suchen sind, sondern dass sie in die Haut verlegt sind, an deren Zusammensetzung sie beträchtlichen Anteil nehmen. Die sensiblen Fasern entspringen im Integument. Von hier aus streben sie nach dem Marke hin, in dessen Dendritengewirr sie sich einsenken. Hier unterliegen sie in ähnlicher Weise wie bei Wirbeltieren, sofort einer Y-förmigen Spaltung in einen auf- und absteigenden Ast, welche unter streng longitudinalem Verlaufe, ohne sich weiter zu teilen oder Seitenästchen abzugeben, im nächsten Ganglion mit freier Spitze auslaufen."

Die aus der Sinneszelle hervorgehende Nervenfaser strebt nach der Gegend hin, wo die motorischen Ganglienzellen angehäuft sind, zu denen sie dann Beziehungen eingeht (pg. 128). „Die Erkenntnis, die uns die neuesten Forschungen am Nervensystem von Wirbeltieren und Wirbellosen vermittelt haben, sowie auch vorliegende Erfahrungen lassen darüber keinen Zweifel übrig, dass diese Beziehungen stets als einfacher Kontakt, d. h. als eine Berührung frei auslaufender Fasern und Zellen resp. deren Dendriten und nicht etwa als direkte Verbindung aufzufassen seien. Wie für Wirbeltiere, so gilt gewiss auch für Wirbellose das Gesetz, dass es keine Nervenfasser gibt, welche sich an beiden Enden mit Nervenzellen verbände. Allen kommt vielmehr das Verhalten zu, dass sie auf der einen Seite aus einer Nervenzelle entspringen, aus der sie auch ontogenetisch als deren verlängerter Fortsatz hervorgehen, und auf der anderen Seite frei endigen. Jene epidermalen Nervenzellen sind demgemäss nicht als „„Nervenendzellen"" sondern als echte Ursprungszellen von Nervenfasern aufzufassen."

— (pg. 132). „Es ist nun von hohem Interesse, dass sich jenes ursprüngliche Verhalten an zwei Stellen auch bei den höchsten Säugern und dem Menschen erhält; diese sind: Riechschleimhaut und Geschmackspapillen." Die Riech- und Schmeckzellen stellen nach Lenhossék echte periphere Nervenzellen dar, vergleichbar den epidermalen Nervenzellen bei *Lumbricus*, und gehen wie diese direkt in eine Nervenfaser über.

Diese hier von Lenhossék gezogene Parallele, welche auch für die uns hier interessierende Frage nach der Funktion der Hautsinnesorgane fruchtbar hätte werden können, hat sich nicht in ganzem Umfange aufrecht erhalten lassen. Denn in einer neueren Mitteilung beschreibt Lenhossék die Nervenendigung in den Geschmacksknospen der Wirbeltiere anders, und zwar übereinstimmend mit C. Arnstein und anderen Forschern, welche durch intravitale Methylenblaufärbung ihr Resultat erhalten hatten. Nach dieser neueren Anschauung umspinnen die in feinen Verzweigungen endigenden Nervenfasern die Geschmackszelle, ohne jedoch in diese einzutreten. Das würde einen bedeutenden Unterschied gegen die Sinnesepithelien des Regenwurms ausmachen; so ist demnach Lenhossék's Untersuchung für die Beurteilung der Funktion der Hautsinnesorgane wertlos geblieben. Noch in einem anderen Punkte ist das, was ich hier aus Lenhossék's Arbeit citiert habe, nicht zutreffend. Übereinstimmend berichten nämlich Mojsisowics und Vejdowsky, dass am Kopfe, besonders den

Mundteilen der *Lumbriciden*, auch speziell von *Lumbricus*, sich „Geschmacksknospen“ finden. Vejdowsky deutet dieselben übrigens als Tastorgane. Nach Mojsisowics sind sie zuerst von F. E. Schulze bemerkt worden, und sollen Geschmacksorgane sein. Ganz neuerdings teilte mir Herr Dr. Hesse mit, dass er die fraglichen Knospen bei *Lumbricus* in grosser Zahl und zwar über den ganzen Körper zerstreut gefunden hat und zeigte mir Präparate und Zeichnungen von unzweifelhaften Epithelknospen, ganz ähnlich denen des Blutegels.[1]) Die Angabe Lenhossék's, dass keine Gruppierung der Hautsinneszellen des Regenwurms zu Sinnesorganen stattfinde, ist also in diesem Sinne zu berichtigen.

Da der Regenwurm in seiner Haut zweifellos mechanischen, chemischen, thermischen und Lichtsinn besitzt und hiefür nur zweierlei Organe (einzelne Sinneszellen und Knospen) vorhanden sind, sind diese jedenfalls Wechselsinnesorgane. Ich halte es für nicht unwahrscheinlich, dass die beiden Organformen in der Hauptsache die gleiche Funktion haben, und die Epithelknospen nur zur Sinnesempfindung hervorragend befähigte Hautstellen darstellen. Beide Arten von Sinnesorganen wären dann Universalsinnesorgane. Für ganz unbegründet würde ich es halten, wollte man aus der Gestalt der Epithelknospen etwa schliessen, sie seien spezifische Geschmacksorgane.

Arenicola piscatorum

erhielt ich in grösserer Zahl aus dem Wattenmeere bei Sylt. Betreffs der Bedeutung des chemischen Sinnes für diese Sandwürmer gilt im allgemeinen das beim Regenwurm Gesagte, sie wird gering sein, wenn auch nicht so gering, wie bei jenem. Der Kontakt mit der feuchten Umgebung ist doch im schlammigen Sandgrunde ein innigerer als beim Regenwurm in der Erde, und die im Wasser gelösten Stoffe können ihn eher erregen. Die an seinem Aufenthaltsorte entstehenden Produkte fauliger Zersetzung scheinen ihm Bedürfnis zu sein, und er wird daher auch wohl die Fähigkeit haben, sie aufzufinden. Sie müssen offenbar einen Eindruck auf seine Nerven machen.

Die chemische Reizbarkeit, soweit sie durch Versuche festzustellen ist, erreicht nicht den hohen Grad wie bei Lumbricus und Hirudo. Sie ist am Kopfe am grössten, das Hinterende unterscheidet sich vom Rumpfe nicht. Die Reaktion besteht wieder in lokaler Kontraktion, am Kopfe in seitlichem Ausweichen und wiederholtem Ein- und Ausstülpen des warzigen Rüssels.

Man hat wimpernde Spalten am Kopfe als Geschmacksorgane gedeutet, schwerlich mit Recht; die ganze Haut „schmeckt“. Ein spezielles Prüfen und Aufsuchen der Nahrung ist diesem Wurme entschieden nicht möglich und nicht nötig. Allenfalls mögen die Sinnesepithelien in den Kopfspalten Stellen gesteigerter Empfindlichkeit darstellen, welche durch ihre Lage vor mechanischer Beschädigung

---

[1]) Herr Dr. Hesse wird über diesen Gegenstand nächstens selbst berichten und teilt mir einstweilen folgende vorläufigen Bemerkungen mit:

„Die Sinnesorgane der *Lumbriciden* sind knospenartige Gruppen von Zellen, die sich bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger über die umgebenden Epidermiszellen erheben. Die Zellen tragen an ihrem peripheren Ende feine Sinneshaare, ihr proximales Ende geht direkt in eine Nervenfaser über. Die Sinnesorgane, von Fr. E. Schulze und Mojsisovics zuerst an den vorderen Segmenten der Regenwürmer beobachtet, haben eine weite Verbreitung über den Körper der Würmer. Ich konnte sie mit Sicherheit an den ersten 30 Segmenten von *Allolobophora riparia* nachweisen, und fand sie bei *Lumbricus herculeus Sav.* $1^1/_2$ cm vor dem Schwanzende noch recht zahlreich. Man kann also wohl eine Verbreitung über den ganzen Regenwurmkörper annehmen. Sie sind in Ringen um den Körper angeordnet, entsprechend den 3 Nervenpaaren, die in jedem Segmente von dem Bauchstrange ausgehen; und zwar gehören die zahlreichsten Sinnesknospen dem grossen mittleren Nerven zu, eine geringere Zahl dem vorderen, nur wenige dem dritten. Diese Anordnung findet sich nicht am Kopflappen und den zwei ersten Segmenten, wo zahlreichere Sinnesknospen in komplizierterer Verteilung auftreten. In kurzem werde ich genaueres darüber veröffentlichen. Hesse.“

geschützt sind. Das könnte wichtig sein, wenn der Wurm mit dem Kopfe voran sich durch den Schlamm gräbt.

Durch merkbare Reizbarkeit zeichnen sich die Kiemen aus, sie werden bei schon verhältnissmässig schwachen Reizungen sofort versteckt, und zwar nur die vom Reize direkt getroffenen. Die Sicherheit, mit welcher dieses Verstecken der empfindlichen Kiemenbüschel geschieht, lässt annehmen, dass dieser Act nicht nur auf dem Wege des Experimentes erzeugt, sondern auch im Freileben vorkommt; uns unbekannte Reize irgend welcher Art, teils mechanische, teils chemische, werden die zarten und wichtigen Organe gefährden, und so bildete sich „zweckmässigerweise" die Empfindlichkeit und infolge davon die Fähigkeit aus, die Kiemen dem Reize rechtzeitig zu entziehen. Wo die Kiemenanhänge weniger zart sind, wie bei *Halla* (s. u.), fehlt ihnen auch die Empfindlichkeit.

Am unempfindlichsten fand ich die Oberseite des dicksten Körperteiles; hier erzeugen nur starke Reize merkliche Reaktionen.

Ausser mit flüssigen Reizstoffen konnte auch durch Gerüche Reaktion erzielt werden.

Nereis (spec ?)

ebenfalls aus dem nordfriesischen Wattenmeere, wo die Tiere, 0,05—0,1 m lang, zahlreich im Schlammgrunde leben.

Diese *Nereis* war sehr empfindlich gegen chemische Reize, flüssige wie gasförmige Agentien erzeugten Reaktionen am ganzen Körper, bei weitem am stärksten am Kopfe. Dieser wird lebhaft bei Seite gewendet oder zurückgezogen, sodann der Rüssel mehrfach aus- und eingestülpt, wie zur Reinigung. Die Fühler sind wegen ihrer Kleinheit schwer isoliert zu reizen, doch gewann ich den Eindruck, dass sie entschieden von der Reizquelle weggewendet wurden.

Für diese Annelidenart eigentümlich ist, gegenüber den bisher betrachteten, dass die unter dem Einflusse der Reizung entstehende örtliche Zusammenziehung des langgestreckten Körpers sich rasch wellenförmig über den Körper fortpflanzt und hierauf einige schlängelnde Bewegungen des ganzen Wurmes folgen. Diese Reaktion wiederholt sich mit grösster Sicherheit bei jeder Reizung. Reines Meerwasser, welches man zufliessen lässt, hat diesen Erfolg nicht, Süsswasser scheint am Kopfe ein wenig zu reizen.

Von Chininbisulfat, in Seewasser gelöst, reizten Lösungen von:

1 : 40—1 : 200 am ganzen Körper stark,
1 : 400—1 : 800 am Rumpf schwach, am Kopf stark,
1 : 600 am Rumpf nur noch Bewegungen der Fussstummel, am Kopf stark,
(für mich noch stark bitter)
1 : 3200—1 : 6400 nur noch am Kopfe
(für mich schwach bitter)

Ähnliches ergaben Strychnin, Chloralhydrat, Saccharin, Zucker. Erstere beiden reizen stärker als Chinin, letztere schwächer.

Halla partenopeia, Diopatra neapolitana, Aphrodite aculeata, Pholoë minuta.

Diese Würmer des Golfes von Neapel verhalten sich ziemlich ähnlich, und bieten gegenüber den bisherigen nicht viel neues. *Halla partenopeia* eignet sich ihrer Grösse (1 m) wegen gut zu diesen Versuchen, ist auch recht empfindlich, giebt aber etwas schwankende Resultate. Die Empfindlichkeit

ist bei ihr wie bei *Diopatra* über den ganzen Körper verbreitet, am Kopfe verstärkt. Die Verkleinerung der gereizten Körperringel ist wegen der grossen Verhältnisse sehr auffallend und deutlich. Der Kopf macht häufig, nachdem er sich rasch zurückgezogen hat, lebhafte Pendelbewegungen nach beiden Seiten. Dass das Hinterende nicht wie bei *Lumbricus* empfindlicher ist, als der Rumpf, ist leicht zu verstehen, da es gar nicht konstant ist, und jeden Augenblick neu gebildet werden kann, indem der Wurm die hintersten Körperringel einfach abwirft. Ohne ersichtliche Ursache teilt sich oft *Halla*, besonders wenn sie stärker erregt worden war. Wenn man sie künstlich teilt, durch einen Scherenschnitt, reagiert der kopflose Rumpf ganz wie früher, nur hat sein neugebildetes Vorderende ganz die Eigenschaften des früheren Hinterendes, d. h. es zeichnet sich dem Rumpfe gegenüber nicht durch höhere Empfindlichkeit aus. Ich habe einen kopflosen Rumpf wochenlang am Leben erhalten, und stets blieb die Reaktionsfähigkeit die gleiche. Bei chemischen und sonstigen Reizungen stösst *Halla* einen schwarzen, schleimigen Saft an der gereizten Stelle aus, welcher dieselbe umhüllt.

Die Oberseite und Unterseite sind in gleichem Maasse empfindlich, die seitlichen Körperanhänge sind gleichfalls alle reizbar, jedoch nicht in hervorragendem Maasse. Jedenfalls sind sie nicht die einzigen Träger der Empfindlichkeit des Rumpfes, ebensowenig bei *Arenicola* und *Diopatra* die Kiemen, bei *Aphrodite* die Fussstummel. Die Fühler am Kopfe sind weder bei *Halla* noch bei *Aphrodite* merklich empfindlich. Die Fühler und Taster sind offenbar nicht Organe besonderer Sinne, sondern stellen einfach Oberflächenvergrösserungen am Kopfe dar. Ihre funktionelle Bedeutung ist sicher gering.

Schneidet man einer *Halla* nur den Kopf mit den zwei ersten Ringeln ab, so ist in einer Beziehung der Erfolg der Operation derselbe, wie wenn das Tier halbiert wäre: Das durch den Schnitt neugebildete Vorderende hat die Fähigkeit verloren, dem Reiz geschickt zu entfliehen, sich zu verstecken u. s. f., was der eigentliche Kopf selbst stets kann. Diese Fähigkeit ist also an die Gegenwart des Kopfes gebunden. Dagegen ist, wenn nur der Kopf mit zwei Segmenten entfernt war, das neugebildete Vorderende e m p f i n d l i c h e r als dasjenige, welches durch einen Schnitt weiter unten, etwa durch das hundertste Segment gebildet werden kann. Diese höhere Empfindlichkeit scheint also durch einen grösseren Nervenreichtum der dem Kopfe nahestehenden Segmente bedingt zu sein.

Bei *Aphrodite aculeata* ist der Rücken mit seinem dichten Haarpelz hervorragend unempfindlich, die Bauchseite ist überall gleichmässig empfindlich.

Die Organe des chemischen Sinnes dürften auch hier mit denen des Tastsinnes zusammenfallen, wie solche in den Rückencirrhen, Fühlern und Bauchwarzen der verwandten *Hermione hystrix* von E. J o u r d a n beschrieben sind.

Protula intestinum und Serpula uncinata.

Von diesen Tieren können erklärlicher Weise nur die aus der Röhre hervorragenden K i e m e n f ä d e n auf ihre Empfindlichkeit geprüft werden. Durch reines Seewasser, welches die Kiemenfäden bespült, wird das Tier nicht erregt, ebenso wenig durch Vanillin und Cumarin in Lösung. Dagegen treibt Strychnin das Tier sofort in seine Röhre zurück, Chinin ebenso. Die starke Wirkung des in Seewasser sehr wenig löslichen Strychnins, welche ganz momentan eintritt, berechtigt, von einem empfindlichen Schmeckvermögen zu sprechen. Auffallend ist das gänzliche Ausbleiben der Reaktion auf Cumarin, welches viele andere Tiere so stark reizt, oft stärker als Strychnin.

Serpula ist ihrer Kleinheit wegen schwer zu prüfen, gibt aber ähnliche Resultate wie Protula.

Dasybranchus caducus.

Da wir über die Sinnesepithelien der *Capitelliden* vor allem durch die ausgezeichneten Arbeiten von H. Eisig so genau, wie bei wenigen anderen Familien der Würmer unterrichtet sind, musste es besonders interessant erscheinen, experimentell an diese Familie heranzugehen. Aus der sogleich zu erwähnenden Art jedoch, wie sich die in Frage kommenden Sinnesorgane über den Körper verteilen, liess sich schon entnehmen, dass das Experiment hier von geringem Werte und nicht entscheidender Bedeutung sein werde. Dies hat sich in der That so ergeben. Ich verzichte daher auf ausführlichere Mitteilungen meiner Versuche mit diesen *Capitelliden*, und will nur kurz angeben, was ich mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen glaube.

Am Kopfe der *Capitelliden*, wie überhaupt vieler *Anneliden* und *Nemertinen* findet sich ein paariges Organ, das als Sinnesorgan gilt und als „Wimperorgan" bezeichnet wird. Eisig deutet es im Anschluss an Vejdowsky, E. Meyer, Kleinenberg und A. als Riechwerkzeug, bezeichnet indessen mit vollem Rechte diese Deutung als unsicher, so lange der experimentelle Beweis fehlt.

Segmental angeordnet sind die sogenannten Seitenorgane, Sinnesorgane mit birnförmigen Sinneszellen, und einem Besatze starrer Haare. Sie sind entweder retraktil, in Spalten zurückziehbar, oder sie sind anderweitig geschützt, so dass mechanische Berührung sie schwer treffen kann. Sie werden von Eisig als Homologa der Seitenorgane der Fische und Amphibien gedeutet, sollen dem Tastsinne (besser mechanischen Sinne) angehören, und sind auf alle Körpersegmente verteilt.

Endlich die becherförmigen Organe oder Endknospen sind nicht segmental angeordnet, bestehen aus langgestreckten Sinneszellen und Stützzellen, sind den Endknospen der Fische und der Säugetierzunge sehr ähnlich, sind gegen den Kopf hin zahlreicher, finden sich auch in der Mundhöhle. Sie werden von Eisig für Schmeckorgane gehalten.

Das Experiment ergibt Vorhandensein von Geschmackssinn am ganzen Körper, mit Steigerung der Empfindlichkeit gegen den Kopf zu. Mit Eisig's Deutung der einzelnen Organe stimme ich überein, mit Ausnahme derjenigen des Wimperorganes, welches ich bestimmt für kein Riechorgan, kaum für eine Stelle gesteigerten Schmeckvermögens, halten kann. Ob Seitenorgane oder Endknospen dem Schmeckvermögen dienen, lässt das Experiment, wie gesagt, unentschieden, da beiderlei Organe, gleichwie das Schmeckvermögen über den ganzen Körper verbreitet sind. Immerhin passt die Steigerung der Feinheit des Schmeckens am Vorderende zu der grösseren Häufigkeit der Schmeckbecher in dieser Region, und dies, zusammengehalten mit der weitgehenden Ähnlichkeit genannter Organe mit den zweifellosen Schmeckbechern der Egel und anderer Tiere, lässt Eisig's Annahme, dass wir es hier mit Schmeckwerkzeugen zu thun haben, recht plausibel erscheinen. Auch das Vorkommen der Organe in der Mundhöhle stimmt gut hiezu. Übrigens dürften sie, wie die Endknospen der Egel, Wechselsinnesorgane sein, also nicht allein dem Geschmackssinne dienen.

Gordius aquaticus

ist insofern für unsere Betrachtungen ein ganz interessantes Tier, als wir hier einmal, wie es scheint, ein Wesen antreffen, dem der chemische Sinn (im geschlechtsreifen Zustande) völlig fehlt. Es ist dies auch nichts undenkbares; so gut ein Tier des Gesichtssinnes ermangeln kann, so gut kann auch einmal der Geschmackssinn fehlen. Die ganze Organisation und Lebensweise des Tieres muss dann natürlich ebenfalls entsprechende Besonderheiten bieten. Das ist auch hier der Fall.

Die starke *Cuticula* des ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tieres ist so widerstandsfähig gegen allerlei chemische Agentien, dass man sich keine Situation denken kann, in welche das freilebende Tier geraten könnte und in welcher seine Existenz durch ein chemisches Agens gefährdet würde. Andere Tiere, welche nicht so gut geschützt sind, besitzen dafür die Fähigkeit, durch ihren chemischen Sinn, durch ihr äusseres Geschmacksvermögen die Gegenwart reizender und schädlicher Stoffe zu bemerken und diesen sodann durch die Flucht sich zu entziehen. Eine weitere Eigentümlichkeit kommt *Gordius* neben seiner starken Schutzhülle zu, das ist der in der Zeit der Geschlechtsreife, welche er im Wasser verlebt, obliterierte Mund und Vorderdarm. Infolge dessen können schädliche Stoffe gar nicht in seinen Körper eindringen. Weiter wirkt der Verschluss des Mundes aber auch dahin, dass der Geschmackssinn noch aus einem weiteren Grunde unnötig und wertlos wird: Das mundlose Tier nimmt natürlich keine Nahrung auf, und bedarf daher auch keines Mittels zur Erkennung und Auswahl von Nahrungsstoffen. Vor der Geschlechtsreife, also während der Wurm im Unterleibe von Raubinsekten lebt (in Wasserkäfern, *Silpha* u. A., aber auch nicht selten in Heuschrecken und Raupen), ist er vor der Gefahr schädlicher Einwirkung seiner nächsten Umgebung auf ihn noch sicherer, als im Freien, bedarf daher keines weiteren Schutzes ausser seiner *Cuticula*. Und eines feinen Schmeckvermögens am Munde bedarf er hier deshalb nicht, weil er wahllos einfach alles frisst, was er vorfindet. Schliesslich hat er das ganze Abdomen seines Wirtes leer gefressen, und wandert nun aus. Eines Schmeckvermögens werden nur die Embryonen bedürfen, die frei im Wasser eine zeitlang zubringen; ihnen fehlt noch die derbe *Cuticula* und ihre Epidermis kann daher vielleicht als einfaches Wechselsinnesorgan noch Geschmackseindrücke aufnehmen. Ebenso unempfindlich wie *Gordius* ist der ebenfalls durch derbe *Cuticula* geschützte kleine *Tulifex rivulorum*; er reagiert dagegen stark auf Erschütterungen. *Chaetogaster diaphanus*, der in Menge auf *Limnaeus* schmarotzt, ist etwas empfindlicher gegen chemische Reizung, ist aber zu Versuchen zu klein. Das gleiche gilt von *Nais proboscidea*. Die zahlreichen kleinen Wurmarten, welche in Fröschen und anderen Tieren schmarotzen sind äusserst wenig empfindlich, so dass man ihnen Geschmackssinn völlig absprechen kann.

Die Mollusken.

Bezüglich der Organe des chemischen Sinnes der Mollusken stehen sich zwei hauptsächliche Anschauungen gegenüber: Die eine hauptsächlich von Cuvier vertretene und heute fast ganz verlassene schreibt der ganzen Haut die Fähigkeit des Riechens zu, die andere mit zahlreichen neueren Vertretern sucht bestimmte Organe für den Geruchssinn festzustellen, und deren Homologie bei den einzelnen Familien nachzuweisen

Namentlich um den letzeren Punkt haben sich die Morphologen bemüht; es sollten womöglich bei allen Molluskenordnungen Riechorgane gefunden werden, die sich als homologe Bildungen erkennen liessen, die eine bestimmte Lage am Körper, bestimmte Beziehungen zum Nervensystem hätten u. s. f. Der Versuch Spengel's, das von Gegenbaur bei Pteropoden gefundene, bei anderen Mollusken von Leuckart beschriebene und dann von de Lacaze-Duthiers neu „entdeckte" sog. Lacaze'sche Organ bei allen Molluskenordnungen nachzuweisen, ist von grossem Interesse, und ja auch zum Teil gelungen. Unglücklich aber war die Idee, dass damit ein allen Weichtieren gemeinsames Riechorgan gefunden sein sollte; davon unten näheres.

Verschiedene Forscher haben sich bemüht, experimentell den Sitz des Geruchsorganes bei den Schnecken festzustellen. Wenn man jedoch die Arbeiten überblickt, welche über Riech- und Schmeckorgane niederer Tiere geschrieben sind, so macht sich bei keiner Tierklasse so sehr wie bei den *Mollusken* der bedauerliche Gebrauch geltend, nicht nur Arbeiten über das Riechorgan zu schreiben, ohne Versuche in dieser Hinsicht anzustellen, sondern sogar die vorhandenen experimentellen Arbeiten einfach unberücksichtigt zu lassen. Der Sache selbst hat das nicht zum Vorteil gereicht. Angesehene Forscher haben Theorien über den Sitz des Geruchsorganes der Schnecken aufgestellt, über welche wir jetzt nur erstaunen können. Es ist gewiss zuzugeben, dass das Experiment bei *Mollusken* oft keine eindeutige Antwort gibt, so dass wiederholt verschiedene Forscher aus dem gleichen Experiment entgegengesetzte Schlüsse ziehen konnten. Das darf aber doch nicht den Anlass geben, die Versuche einfach zu ignorieren, es sollte vielmehr dazu führen, dass man die Versuche vorsichtiger anstellt und die Schlüsse vorsichtiger zieht. Meiner Ansicht nach haben sich Forschungen über noch unbekannte Sinnesorgane und deren Bedeutung in erster Linie auf biologische Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen am lebenden Tiere zu stützen, womit eine Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse verbunden werden muss. Das Mikroskop und Mikrotom können uns niemals für die Funktion eines Organes Beweise geben, wenn die Physiologie nicht zu Hilfe kommt. Schon eher kann man Erfolge haben, wenn man allein sich auf Versuche stützt, das einzig sichere aber ist das Zusammenwirken beider Methoden.

Auch die erwähnte Tendenz, homologe Riechorgane für alle Ordnungen aufzustellen, hat der Forschung nicht zum Vorteil gereicht. Sie beruht auf falschen Voraussetzungen. Man glaubte bei den Insekten ebenso verfahren zu können, und das hat sich als unmöglich herausgestellt. Die Geschmacksorgane haben sich an verschiedenen Stellen in der Gegend des Mundes aus den primitiven Hautsinnesorganen herausgebildet, oder von diesen abgegliedert. Eine gewisse Homologie fanden wir insofern, als z. B. das Gaumenorgan bei allen Insektenordnungen wiederkehrt, aber es ist nur mor-

phologisch, nicht funktionell bei allen gleichwertig. Umgekehrt, alle Geschmacksorgane, die wir bei Insekten finden, sind sich funktionell, aber nicht morphologisch gleichwertig. Ganz ähnlich ist es auch bei den *Mollusken*. Die Veränderlichkeit der Organisation ist, mehr bei den niederen als bei den höheren Tieren, eine so grosse, dass derselbe Zweck, dieselbe Funktion, bei verschiedenen Ordnungen oder Familien auf verschiedenem Wege erreicht werden kann.

In der Klasse der *Mollusken* sind Tiere mit so sehr verschiedenen Lebensbedingungen vereinigt, dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn der Sinnesapparat bei ihnen grosse Differenzen aufweist. Bei den Schnecken und mehr noch den *Cephalopoden* steht er auf sehr hoher Stufe, auf der anderen Seite stehen die Muscheln, wenigstens ein Teil derselben, in der Ausbildung der Sinnesthätigkeiten weit zurück, so dass sie den *Actinien* und den *Ascidien* nahe kommen. Bei solchen Tieren ist von vornherein eine geringe Ausbeute für experimentelle Untersuchungen zu erwarten. Immerhin sind dieselben doch nicht ganz erfolglos, wie ich im folgenden zeigen werde. Bei den Schnecken sind Versuche zwar oft nicht so sicher und erfolgreich anzustellen, wie bei den Insekten, erlauben aber doch mancherlei Schlüsse über die Sinnesthätigkeiten dieser Tiere.

Wenn ich kurz das allgemeine Ergebnis meiner Untersuchungen an *Mollusken* angeben soll, möchte ich dies ausdrücken, wie folgt:

Dass die gesamte Haut aller *Mollusken* ein chemisches Sinnesorgan, bei Landmollusken ein Riechorgan, bei Wassermollusken ein Schmeckorgan, darstellt, ist unbedingt nicht richtig. Die chemische Sinnesthätigkeit ist vielmehr bei den Landschnecken und vielen Wassermollusken auf bestimmte Gegenden lokalisiert, welche aber in den wenigsten Fällen anatomisch wohl charakterisierte Sinnesorgane darstellen dürften, sondern an welchen nur die allgemeinen Hautsinnesorgane gewisse Modifikationen zu erfahren scheinen, die sie zur chemischen Sinnesthätigkeit geschickt machen. Die Entwicklung des chemischen Sinnes bei den Mollusken ist in den verschiedenen Ordnungen eine sehr ungleiche.

Eingehende histiologische Untersuchungen über die Sinnesorgane der *Mollusken* habe ich nicht gemacht. Wir besitzen über dieselben eine Anzahl guter Arbeiten, von denen ich hier nur die durch Klarheit der Beschreibung und überzeugende Beweisführung hervorragenden Arbeiten von W. Flemming namhaft machen will. Ich glaube, dass die Ergebnisse dieses Forschers sich mit meinen experimentellen Resultaten und mit meiner Auffassungsweise gut vereinigen lassen, wenn ich auch nicht in allen Punkten den Schlüssen des genannten Forschers zustimmen kann. Ich werde auf diese, sowie einige andere hierhergehörige Arbeiten an geeignetem Orte einzugehen haben.

Wasserschnecken.

Von Wasserschnecken benützte ich zu meinen Versuchen: *Limnaeus stagnalis* und *palustris*, *Planorbis corneus*, *carinatus* und *marginatus* als Vertreter der Wasserpulmonaten.

Von Seeschnecken konnte ich noch die an den Nordseeküsten häufige *Litorina litorea* verwenden, ferner gelegentlich eines Aufenthalts in der zoologischen Station zu Neapel: *Nassa reticulata*, *Pleurobranchaea Meckelii*, *Aplysia punctata*, *Janus cristatus*.

Im folgenden halte ich mich zunächst ausschliesslich an die genannten Süsswasserschnecken, um später die Abweichungen der Seewasserformen anzuführen.

Zunächst gilt auch hier das über die Mollusken im allgemeinen gesagte, dass weder die ganze Körperoberfläche ein Schmeckorgan ist, noch dass es ein scharf begrenztes Schmeckorgan an einer

bestimmten Körperstelle gibt. Der grösste Teil der Haut, namentlich auch der Mantel besitzt kein Schmeckvermögen; diese Teile reagieren auf schwache und mässig starke chemische Reize gar nicht, sondern nur auf die allerstärksten. Man kann z. B. einem *Limnaeus*, der an der Wasserfläche hinkriecht, mittelst einer feinen Pipette den ganzen Hohlraum der Schale, welcher vom Mantel begrenzt wird, mit einer stark schmeckenden Flüssigkeit, z. B. Chininbisulfat anfüllen, ohne dass zunächst irgend eine Reaktion bemerkbar wird. Erst nach 15—30 Sekunden zieht sich die Schnecke langsam in ihr Haus zurück, kommt dabei mit dem Kopfe in die reizende Substanz und kontrahiert sich nun sofort heftig. Ausser mit Chinin habe ich diesen Versuch mit demselben Erfolge mit konzentrierter Lösung von Kaliumbichromat, mit Cocain. hydrochlor. 1 : 20, Essigsäure 1 : 250, Strychnin. nitr. 1 : 150 öfters angestellt.

Ich betrachte diesen Versuch als beweisend für das Fehlen von Schmeckvermögen an Rumpf und Mantel dieser Schnecken.

Wesentlich anders ist das Verhalten der empfindlichen Teile, zu welchen vor allem die paarige Oberlippe zu rechnen ist; dann folgt mit etwas geringerer Empfindlichkeit die Unterlippe, überhaupt die ganze Mundgegend, die Fühler und vielleicht auch die Haut des vorderen Teiles des Kopfes. Weniger empfindlich ist der ganze Rand des Fusses. An den genannten Stellen bewirkt schon die kleinste Menge eines differenten Stoffes sofortige lokale Kontraktion, wobei der gereizte Hautteil faltig wird, sodann Retraktion des betreffenden Körperteiles, und, wenn dieser hierdurch nicht aus dem Bereiche der reizenden Substanz kommt, des ganzen Körpers.

Die Art der Reaktion ist in diesem Falle mit derjenigen bei dem erstbeschriebenen Versuch gar nicht zu vergleichen, viel energischer, und sofort eintretend. Ich betrachte sie als ein Zeichen spezifischer Empfänglichkeit der genannten Hautstellen für chemische Reize, welche sehr wahrscheinlich als wahres Schmeckvermögen zu bezeichnen ist.

Dass die übrigen Körperteile, zwar nicht plötzlich, aber wenigstens allmählich auf den mässig starken chemischen Reiz reagieren, lässt sich in verschiedener Weise auffassen: Entweder ist die reizende Flüssigkeit in der bis zum Eintritt der Reaktion verflossenen Zeit bis zu den empfindlichen Teilen am Kopf und Fussrand vorgedrungen, und die ganze Reaktion beruht demnach auf einer leichten Reizung dieser Teile; dann brauchte die Haut im übrigen gar keine chemische Reizbarkeit zu besitzen. Oder aber die Reizbarkeit und Empfindlichkeit ist zwar überall vorhanden, aber im allgemeinen auf der Haut sehr gering und nur an den Kopfteilen bedeutend gesteigert. Endlich ist es auch denkbar, dass die Reaktion gar nicht infolge direkter chemischer Nervenreizung zustande kam, sondern indirekt als Folge einer schrumpfenden oder quellenden Einwirkung auf die Epidermis, wodurch die Endorgane des mechanischen Sinnes, oder auch nur die Nerven mechanisch gereizt würden. Ich halte von diesen drei Erklärungsweisen die zweite für die zutreffende. Ihr ist besonders günstig die Angabe Flemming's, dass bei den Wasserpulmonaten die Sinneszellen der Haut am Kopf und Rumpf die gleichen sind, und nur an ersterem Orte viel zahlreicher sind. Ich habe auf diesen Punkt noch zurückzukommen.

Einwurfsfreier noch als die durch Chinin etc. herbeigeführten Abstossungsreaktionen spricht für Existenz von Schmeckvermögen bei unseren Wasserschnecken die Reihe der folgenden, mit süssen Stoffen ausgeführten Versuche. Der süsse Geschmack ist auffallender Weise der Schnecke ein angenehmer, was darauf hinweist, dass auch ihre natürliche Nahrung zuweilen süsse Stoffe enthalten wird. Unter der Einwirkung süss schmeckender Lösungen treten beinahe immer die charakteristischen Bewegungen der Mundteile ein, mittelst deren die Schnecken sonst die ihnen zur Nahrung dienenden Algen

von Wasserpflanzen, Gefässwänden und der Wasseroberfläche loslösen und einsaugen. Ich liess Zuckerlösung aus einer fein ausgezogenen Glasröhre gegen Fühler, Lippen oder Mundöffnung tropfenweise fliessen. Den Weg eines solchen Tröpfchens kann man im Wasser gut beobachten, namentlich wenn die Lösung ziemlich konzentriert ist. Zweckmässig ist die Verwendung möglichst grosser Tiere, weil sich bei diesen die einzelne Teile leichter isoliert reizen lassen. Ich habe mich durch oft wiederholte Versuche überzeugt, dass die Fähigkeit den Zucker wahrzunehmen und zu erkennen nicht auf die Mundhöhle und die nächste Umgebung des Mundes beschränkt ist, sondern auch den Lippen und Fühlern zukommt. Dies zeigten mir u. A. solche Fälle, wo grosse *Limnaeen* an der Glaswand des Gefässes (unter Wasser) in die Höhe krochen, wobei der Mund fest der Wand anliegt, Oberlippe und Fühler aber weit abstehen und frei ins Wasser ragen. Liess ich jetzt Oberlippe oder Fühler von Zuckerlösung treffen, so hob augenblicklich die Schnecke den Kopf vom Glase ab und öffnete den Mund, um die Flüssigkeit einzusaugen, welche den Mund gar nicht berührt haben konnte. Waren nur die Fühlerspitzen von der Zuckerlösung bespült, so trat die Reaktion öfters nicht ein, sicher geschah dies dagegen, wenn die Oberlippe getroffen wurde.

Von Interesse ist die Thatsache, dass nicht alle süsse Stoffe in gleicher Weise wirken, und dass *Limnaeus stagnalis* und *Planorbis corneus* Unterschiede in der Empfindlichkeit gegen die einzelnen Zuckerarten zeigen. Eine 10—20% Lösung von gewöhnlichem Traubenzucker *(Dextrose)* schien beiden angenehm zu sein, Rohrzucker in derselben Konzentration wurde von den meisten *Limnaeen* ebenso eingesogen, schien dagegen *Planorbis* in unangenehmer Weise zu reizen. Für *Planorbis* musste daher Rohrzucker in schwächeren Lösungen genommen werden, wenn die genannten Versuche gelingen sollten. Von 40—50% Rohrzuckerlösung wurde auch *Limnaeus* gereizt, d. h. er zog seine empfindlichen Teile aus dem Bereich der syrupösen Flüssigkeit. Der schwerlösliche und deshalb wenig süssschmeckende Milchzucker wirkte auf die meisten *Limnaeen* nicht anders als Wasser, d. h. er erzeugte gar keine merkbare Reaktion, bei *Planorbis* hatte er denselben Erfolg wie Traubenzucker. *Planorbis* (namentlich *P. carinatus*) scheint also einen etwas empfindlicheren Geschmackssinn zu besitzen als *Limnaeus*. Individuelle Schwankungen machten sich überall bemerkbar, speziell unter den *Limnaeen* befanden sich einige besonders empfindliche Exemplare.

Die Wirkung des Glycerins ist (wie auch bei vielen anderen Tieren) sehr wechselnd, bald wirkt es gar nicht, bald reizt es heftig. Die Reaktion, die auf Zucker erfolgt, beobachtete ich bei Glycerin nur zuweilen, wenn es mit Wasser stark verdünnt war.

Auffallend ist das Verhalten gegen Saccharin, worüber ich schon früher (218 pg. 757) kurz berichtet habe. Es wirkt in ähnlichem Masse abstossend wie Chininsulfat. Die hiebei verwendete Lösung hatte ich mit Hülfe meines Geschmackssinnes so eingestellt, dass sie etwa den Zuckerlösungen an „Süssigkeit“ gleichkam. Dabei ist die Lösung natürlich viel weniger konzentiert, als die Zuckerlösung. Da man dem Saccharin einen etwas bitteren Beigeschmack zuspricht, (welchen ich übrigens nicht bemerke)[1]) versuchte ich durch Zusatz von bitteren Stoffen (Chinin) zu Zucker eine ähnliche Wirkung wie mit Saccharin zu erzielen. Allein wenn ich schon so viel Chinin zugesetzt hatte, dass ich den bitteren Geschmack deutlich bemerkte, wirkte noch immer nur der Zucker auf die Schnecken. Es muss also dem Saccharin eine uns unbekannte Einwirkungsart auf die Geschmacksorgane der Schnecken (und vieler anderer Tiere)[2]) eigen sein.

[1]) Ich empfinde vielmehr einen andern, nicht zu beschreibenden, leisen Beigeschmack.

[2]) Der menschliche Neugeborene unterscheidet Saccharin nicht von Zucker; vergl. u. a. die diesbezüglichen Bemerkungen von Lichtenstein, im Journal f. Kinderheilkunde 1893.

Auch Citronensäure konnte ich in geringer Menge dem Zucker (Dextrose) zusetzen, ohne zunächst eine sichtbare Änderung im Verhalten der Schnecken gegen die Lösung zu bewirken. Erst wenn ich den Säurezusatz steigerte, wurde er wirksam, und der Versuch nahm sich dann recht sonderbar aus. Die Säure reizte die empfindlichen Teile des Tieres in unangenehmer, der Zucker in angenehmer Weise: Die Schnecken zogen sich heftig zurück, saugten aber doch mit weit geöffnetem Munde die Lösung ein, in der sie wohl den Zucker bemerken mussten. Kontrolversuche mit Citronensäure in derselben Konzentration, aber ohne Traubenzucker ergaben, dass die abstossende Wirkung auch hier eintrat, das charakeristische Öffnen des Mundes aber ausblieb.

Der saure Geschmack scheint durch den süssen bei diesen Tieren, wie beim Menschen nicht aufgehoben zu werden, wohl aber in beiden Fällen innerhalb gewisser Grenzen das Unangenehme (welches dem Sauren anhaftet) durch das Angenehme compensiert werden zu können.

Bisher habe ich nur davon gesprochen, welche Stellen des Körpers der Sitz der chemischen Sinnesorgane seien. Es erübrigt aber noch eine Betrachtung darüber, welcher Art diese Organe sind. Flemming beschreibt die Sinneszellen der Molluskenhaut ausführlich, und nennt sie ihrer Gestalt[1]) wegen, „Haarzellen". Nach Flemming's Angaben sind gerade an den von mir als empfindliche Teile bezeichneten Stellen, besonders den Fühlern, jene Haarzellen von ihm in Menge gefunden worden, und sie sind dort die einzigen Sinneszellen. Es ist demnach kein Zweifel, dass die Haarzellen die Perceptionsorgane für die angewandten Geschmacksreize darstellen. Sehr auffallend ist nun aber die Thatsache, dass am Rumpf und Mantel die Empfindlichkeit so sehr gering ist, während doch die Haarzellen am Rumpfe zwar spärlicher sind, aber nicht ganz fehlen; und gerade vom Mantelrande gibt Flemming ausdrücklich an, dass die Haarzellen hier besonders reichlich, wie an den Fühlern, sich finden. Es ist also die Annahme nicht zu umgehen, dass die Haarzellen an verschiedenen Körperstellen verschiedene Funktionen haben. Das verschieden zahlreiche Auftreten der Haarzellen an den einzelnen Teilen erklärt für sich allein die Ungleichheit der Empfindlichkeit nicht befriedigend. Die Haarzellen am Kopf und Fühler müssen entweder eine uns unbekannte Eigenschaft besitzen, welche sie für die chemische Sinnesthätigkeit besonders befähigt, und welche wir mikroskopisch nicht erkennen können; oder die Sinneszellen der Kopfteile sind im ganzen empfindlicher, nicht nur für mechanische, sondern auch für chemische Reize. Dass der mechanische Sinn ebenfalls in den Haarzellen seinen Sitz hat, ist wohl zweifellos, und es lässt sich schwer kontrolieren, ob die Tastempfindung in den Kopfhautnerven ebenfalls wie die Geschmacksempfindung verfeinert ist. Mir erscheint es fast noch annehmbarer, dass die Haarzellen, welche Wechselsinnesorgane sind, am Kopfe allgemein empfindlicher sind als am übrigen Körper, als dass sie am Rumpf und Mantel mehr für Tasteindrücke, am Kopfe mehr für Geschmack spezifisch disponiert sein sollten. Wo die Hautsinnesorgane der Mollusken wie am Landschneckenfühler eine specifische Ausbildung für einen bestimmten Zweck, hier das Riechen, erfahren, ist die Änderung im physiologischen Verhalten der Sinneszelle auch morphologisch ausge-

[1]) Die Zellen tragen an ihrer Endfläche einen Pinsel von feinen Härchen. Frühere Forscher hatten denselben auch schon gesehen, aber als einzelne Tastborste gedeutet. An frischen Präparaten erhält man in der That ganz diesen Eindruck, wie ich mich wiederholt überzeugt habe. Boll beschrieb diese „Borsten" bei zahlreichen Mollusken, früher schon Claparède bei *Neritina*, Leydig bei *Limnaeus*. Flemming's Angaben sind dann noch von Jobert und Simroth bestätigt worden, sowie neuerdings von G. Retzius mittelst der Golgi'schen Methode.

drückt. Und ich kann nicht glauben, dass Flemming, der sorgfältige Beobachter, eine morphologische Verschiedenheit zwischen den Haarzellen des Fühlers und des Mantels übersehen hätte.

Besser stimmen meine Versuche und Flemming's Befund bei Opisthobranchiern, von welchen ich allerdings nicht mit der von Flemming untersuchten *Eolis exigua* experimentieren konnte, sondern mit verschiedenen anderen Arten. Flemming findet bei *Eolis* die Pinselzellen (Haarzellen) „vorwiegend häufig an den Fühlern, dem Fuss und auch an den Kiemenzöttchen," gerade denjenigen Teilen, welche ich besonders empfindlich fand.

Flemming selbst betrachtet die Haarzellen als Organe des „Gefühlssinnes", und versteht unter diesem das, was man sonst wohl „Tastsinn" nennt, und was ich als „mechanischen Sinn" bezeichnet habe. „Die Wahrnehmung, dass viele *Mollusken* mit den Körperteilen entschieden aktiv tasten, an welchen diese und nur diese Neuroepithelien in besonderer Menge vorkommen, scheint mir keinen Zweifel zu lassen" sagt Flemming. Der Gedanke an Wechselsinnesorgane, also an die Möglichkeit, dass neben dem mechanischen noch der chemische Sinn seine Organe in den Haarzellen haben könnte, scheint Flemming fern zu liegen. Dagegen nimmt derselbe die Perception von Gefühls- und Temperatureindrücken durch ein und dasselbe Organ als möglich an. Dass mir diese Sonderstellung, die man dem Temperatursinne einräumt, nicht berechtigt erscheint, habe ich oben des nähern ausgeführt. Da das Schmeckvermögen der Fühler und Lippen bisher nicht konstatiert war, lag auch die Notwendigkeit nicht vor, diese Sinne in dieselben Organe zu verlegen, wie die übrigen Hautsinne, den mechanischen und thermischen. Vielleicht dürften meine Versuche die Anschauung Flemming's ändern, und den Anlass geben, den Namen Gefühlszellen für die Haarzellen weiter zu fassen, nämlich als Wechselsinnesorgane des mechanischen, thermischen und chemischen Sinnes.

Mit Bezug auf die hier in Frage stehenden Dinge ist noch die wichtige und interessante Arbeit von Simroth (292) zu erwähnen, auf deren Inhalt ich jedoch erst weiter unten bei Besprechung der Landschnecken näher einzugehen gedenke. Nur das will ich schon hier anführen, dass Simroth von Schnecken das Epithel der „Geschmackshöhle" beschreibt und abbildet; er hält diese den Eingang zum Munde bildende Höhle und die angrenzenden Teile der Lippen für das Geschmacksorgan, wie ich nach meinen Versuchen glaube, mit vollem Recht. In einer Anmerkung macht Simroth die folgende interessante Bemerkung (292 pg. 335) „Das durch die Verlegung des Kiefers an den vorderen Mundeingang, resp. die fehlende Hauteinziehung und die beständige Lage der Schlundganglien hinter dem Pharynx bewirkte Fehlen der Geschmackshöhle bei den Wasserschnecken deutet darauf hin, wie sehr die Geschmacksempfindung unserer Tiere der spezifischen Perception der gesamten Körperoberfläche verwandt sein müsse." Auch hierin stimme ich Simroth durchaus zu, nur mit der Einschränkung, dass ich an Stelle der „gesamten Körperoberfläche" die Oberfläche der empfindlichen Teile: Fühler, Mundlappen (Lippen), Fussrand und Kopf setzen möchte. Simroth zieht die Möglichkeit, dass auch die Fühler „schmecken" könnten, schon in Betracht, indem er die Beobachtung, dass die Wasserschnecken fremde Gegenstände mit ihren Fühlern bestreichen, darauf bezieht, dass sie vielleicht „mittelst einer chemischen Einwirkung, wie beim Geruch und Geschmack, sich von deren Natur überzeugen wollen."

Während Flemming und Simroth die Frage des Riechvermögens der Wassertiere vorsichtig umgehen, haben Andere den Wasserschnecken unbedenklich Riechorgane zugesprochen, und zwar hat dieses Schicksal das von Lacaze-Duthiers und Spengel ausführlich besprochene Sinnesorgan an der Mündung der Atemhöhle betroffen. Bei zahlreichen kiementragenden Schnecken soll

nach Spengel ein dem genannten homologes Riechorgan neben den Kiemen sitzen. Ich halte diese Hypothese für ganz unhaltbar. Weit eher annehmbar dürfte eine der von Simroth vorgeschlagenen Hypothesen sein, wonach das Organ zur Atmung in Beziehung steht, und das rechtzeitige Öffnen und Schliessen der Atemhöhle besorgen soll. Da wäre dann freilich nach einem Modus zu suchen, wie bei kiementragenden Mollusken die Erklärung einzurichten wäre, bei welchen das Öffnen und Schliessen der Lungenhöhle wegfällt.[1]) Warum ich bei Wasserschnecken schon gar nicht das Lacaze'sche Organ als Riechwerkzeug gelten lassen kann, brauche ich nach dem im allgemeinen Teile meiner Abhandlung Gesagten hier nicht mehr auszuführen. Die Gründe fallen mit jenen zusammen, aus welchen ich bei Wassertieren überhaupt nicht von Riechorganen rede. Aber auch bei Landschnecken kann ich der Bezeichnung Riechorgane für das genannte Gebilde nicht zustimmen. Der Hauptgrund, welcher zur Annahme des Riechorganes an der Atemöffnung führte, ist hinfällig geworden: Man glaubt heute nicht mehr an den unlösbaren Zusammenhang zwischen Riechen und Atmen. Die Lage des Riechorganes in den Fühlern bei den Insekten, welche heutzutage wohl allgemein anerkannt ist, hat dieses anscheinende „Gesetz" durchbrochen. Ja selbst für den menschlichen Organismus, von welchem jenes Gesetz herübergenommen war, ist es nicht zutreffend. Nicht das Riechen beim Atmen scheint mir das wichtigste, sondern das Wahrnehmen von Gerüchen, welche während des Verweilens der Speisen im hinteren Mundhöhlenraum durch die Choanen in die Nase dringen. Wollte man aber selbst annehmen, die Wahrnehmung von Gasen oder Dämpfen, welche den Atmungswerkzeugen unzuträglich sind, sei besonders wichtig für die Tiere, so würde dies doch bei den kleinen Tieren, wie es die Schnecken sind, deshalb nicht ins Gewicht fallen, weil die absolute Distanz zwischen Lunge und Riechorgan selbst dann eine geringe bleibt, wenn letzteres am Kopfe sitzt. Die Luft in 2 cm Abstand von der Lungenmündung wird nicht besser und reiner sein, als die etwa verunreinigte in unmittelbarster Nähe derselben; die verunreinigenden Stoffe werden also auch die Riechorgane am Kopfe noch treffen.

Viele Säugetiere haben wenigstens den Vorteil von der Vergesellschaftung von Riech- und Atemorgan, dass sie durch willkürliches Schnüffeln dem Riechorgane aktiv den Riechstoff reichlich zuführen können. Wie aber sollten wohl die Schnecken mit ihrer sog. Lunge das fertig bringen?

Zum Überfluss habe ich mich noch überzeugt, dass die Atemhöhle der Schnecken (auch der Wasserschnecken) und ganz speziell ihre Mündung gegen chemische Reize hervorragend unempfindlich ist. Dampfförmige und flüssige Reizstoffe bleiben hier gleichermassen ohne Wirkung. Ich kann noch weitergehen und sagen, dass ich bei keinem Weichtiere durch meine Versuche etwas auffinden konnte, was nur im mindesten für die chemische Sinnesthätigkeit des

---

[1] Wenn ich nun schon einmal unbewiesene Hypothesen in dieser Frage berührt habe, so möge gesagt sein, dass man vielleicht auch daran denken könnte, die Überladung des jenes Organ berührenden Mediums (Wasser oder Luft) mit Kohlensäure infolge der Atmung könnte reflektorisch die Atmungsthätigkeit in irgendwelcher Weise anregen. Das Wirbeltier besitzt einen solchen Apparat in der *Medulla oblongata,* und sein adäquater Reiz ist ein chemischer, vermittelt durch das kohlensäurereiche, sauerstoffarme Blut. Sauerstoffmangel oder Kohlensäurevermehrung könnte auch den adäquaten Reiz für das Lacaze-Spengel'sche Organ bilden. Die Thätigkeit jenes Organes wäre dann kaum mehr unter die Sinne zu rechnen. Dass beim Wirbeltiere die Lage des den Reflex vermittelnden Organes im Centralorgan, bei den Schnecken in der Peripherie liegen würde, dürfte kein Grund gegen diese Hypothese sein, da die Centralisierung des Nervensystems anerkanntermassen bei den Wirbellosen viel weniger fortgeschritten ist, als bei Wirbeltieren.

Ich möchte übrigens diesen Gedanken nicht als meine Theorie hingestellt wissen, habe ihn vielmehr nur ausgesprochen, um zu zeigen, dass sich gegen die Riechorganhypothese leicht andere stellen lassen, welche die Vergesellschaftung des in Rede stehenden Sinnesorganes mit den Werkzeugen der Atmung so gut oder besser wie jene erklären.

Lacaze-Spengel'schen Organes sprechen könnte. Wohl aber habe ich bei jedem untersuchten Weichtiere Stellen gefunden, die an chemischer Reizbarkeit der übrigen Haut, eingeschlossen das Lacaze-Spengel'sche Organ, weit voranstanden.

Ausser im Lacaze'schen Organ hat man das Riechorgan der Wasserpulmonaten noch an anderer Stelle finden wollen. So berichtet Milne Edwards darüber folgendes: „Ainsi chez les Planorbes et les Physes il [das Geruchsorgan] consiste en une fossette en forme de gouttière située au côté externe de l' élargissement basilaire des tentacules. De la portion des ganglions cérébroïdes à laquelle Lacaze-Duthiers à donné le nom de „lobule de la sensibilité spéciale“ un nerf particulier envoie au fond de ce sillon une branche, dont les filets terminaux y représentent des renflements tuberculiformes, qui y produisent des punctations blanchâtres. Chez les Limnées où cette dépression n'existe pas, il est représenté par un espace blanchâtre de forme triangulaire. Cette surface probablement olfactive est difficile à voir, à moins que l' animal ne soit mort et arrivé à un certain degré de décomposition.“

Beweisende Versuche fehlen. In sofern wird die Annahme Milne Edwards's richtig sein, als die genannte Stelle wohl dem chemischen Sinnesorgane zugehört, aber dem Geschmacke, nicht dem Geruche dienen wird. Sie ist eben ein Teil der geschmacksempfindlichen Kopfhautpartieen.

Meeresschnecken.

Litorina litorea der Nordsee weicht nicht merklich von unseren Süsswasserschnecken ab, was die chemische Reizbarkeit anbetrifft. Süsswasser ist für ihre empfindlichen Teile ein ziemlich heftiger Reiz.

Nassa reticulata ist ausserordenlich unempfindlich, besitzt dabei eine feste derbe Haut. Auch die Fühler und der lange Sipho reagieren nur auf starke Reizungen.

Janus cristatus ist dagegen äusserst empfindlich für die schwächsten chemischen Reize; besonders stark ist die Reaktion bei Reizung der Fühler, des Mundes, sodann der Kiemen und des Fussrandes. Ganz ähnlich bei *Doris*.

Pleurobranchaea Meckelii zeigt hochgradige Empfindlichkeit. Unter dem Einflusse kleiner Mengen schwacher Chinin- und Vanillinlösungen bildet sich an der getroffenen Hautstelle sofort eine lokale Kontraktion der schwammig weichen Haut, worauf langsam eine Reaktion des ganzen Tieres folgt. Die Fühler lösen, alle vier in gleichem Masse, eine stärkere Gesamtreaktion aus, wenn der Reiz sie trifft.

Aplysia punctata wird von schwacher Chininlösung am grössten Teile des Körpers nur schwach gereizt, es erfolgt lokale Kontraktion der Haut, welche stets auf die Reizstelle beschränkt bleibt. Stärker reizt Chinin am freien Mantelrande, ferner an der Haut des Kopfes, noch stärker an den oberen (hinteren) Fühlern, ausserordentlich stark an den unteren Fühlern. Vanillin reizt überall stärker als Chinin. Es scheint, dass bei den letzterwähnten zwei Meeresschnecken, insbesondere bei *Pleurobranchaea*, die gesamten Hautsinneszellen die chemische Sinnesthätigkeit ausüben können, welche bei unseren Süsswasserschnecken auf die Kopfteile und den Fussrand beschränkt ist. *Aplysia* nähert sich den Süsswasserschnecken einigermassen. Ohne Zweifel stellen die Fühler eigentliche äussere Geschmacksorgane dar. Tastfunktion ist für einen Teil der Fühlerfläche ohne weiteres auszuschliessen, da diese dütenartig eingerollt ist. Dadurch erscheinen die Fühler zu Organen des chemischen Sinnes sehr geeignet, was zu den Versuchen stimmt.

Irgend welche Anziehungsreaktionen konnte ich bei Meeresschnecken nicht erzielen.

Landschnecken.

Ich experimentierte hauptsächlich mit *Helix hortensis* und *Helix nemoralis*, einigemale auch mit *Succinea amphibia* und *Limax agrestis*.

Das Riechorgan der Landpulmonaten hat man an die verschiedensten Stellen verlegt, und noch heute herrscht keine Einigkeit in dieser Frage.

Cuvier hielt die ganze Hautfläche der Schnecken für das Riechorgan, etwas modifiziert hat Simroth diese Anschauung aufgenommen.

La Pluche, Valmont de Bomare, Blainville und Spix sahen das Riechwerkzeug in dem vorderen Fühlerpaar, Abbé Dupuy, Lespès, Moquin-Tandon, Chatin, Jourdan in den hinteren augentragenden Fühlern, Velten und Flemming in beiden Fühlerpaaren.

Dubois bezeichnet als die am meisten für Gerüche empfindlichen Teile die hinteren Fühler, nächst diesen die vorderen, hält aber auch die Haut für empfindlich genug, um von einem Riechvermögen derselben zu sprechen.

Carus sucht das Riechwerkzeug an der Atemöffnung, eben dort liegt auch das Lacaze-Spengel'sche Riechorgan, welches auch Plate anerkennt. Simroth spricht von einem Riechorgan, das in der Nähe der Atemöffnung bei *Parmacella* liegt.

Treviranus hält es für wahrscheinlich, dass die Mundschleimhaut zum Riechen diene, Bronn und Semper, welchen auch Flemming eine Zeitlang zugestimmt hatte (101 pg. 440), sagen ähnliches von dem sog. Semper'schen Organ, einem „lappigen Organ neben und unter dem Mundrande." Die Fussdrüse wurde ebenfalls mit jener Funktion betraut, und zwar von Deshayes und Sochaczewer. Auch Leydig lässt die Schnecken mit dem Fusse riechen, speziell mit dessen vorderem Ende.

Wir haben, wie man sieht, eine hübsche Sammlung von Hypothesen über den Sitz des Geruchsorganes; und damit sind noch nicht einmal alle die Forscher namhaft gemacht, welche sich über den Sitz des Geruches ausgesprochen haben, vielmehr habe ich nur von jeder Richtung einen oder einige Vertreter genannt.

Die Anschauung, die ich mir aus meinen Versuchen und der Übersicht der Litteratur gebildet habe, stimmt mit keiner der genannten so recht, sie steht am nächsten der von Dubois. Ich halte mit Velten und Flemming beide Fühlerpaare für Riechorgane, bin aber mit Simroth der Ansicht, dass die Sinnesthätigkeit der Fühler derjenigen der übrigen Haut nicht scharf abgetrennt gegenübersteht, dass vielmehr ein gewisses Riechvermögen auch anderen Teilen zukommt. Bei meinen Versuchstieren waren es speziell die Lippen, überhaupt der Vorderkopf und der Vorderrand des Fusses. Auch der Geschmackssinn ist nicht streng auf die Mundhöhle beschränkt, sondern ist in den Lippen und in geringerem Maase am Fussrande nachzuweisen.

Dubois' Resultate, an Helix pomatia gewonnen, sind: (75 pg. 66.)

„1) Les grands tentacules sont plus sensibles que tous les autres points du tégument.

2) La sensibilité des petits tentacules aux divers excitants olfactifs, bien que très générale encore est néanmoins plus restreinte et moins vive que celles des grands.

3) La sensibilité olfactive du reste du tégument cutané externe n' est évidente que pour un nombre très restreint d'excitants (vapeur de benzine, de nitrobenzine, par exemple) et est beaucoup moins vive pour ces mêmes agents que celles des tentacules.

4) Dans les grands tentacules, la sensibilité n'est pas localisée seulement à leur extrémité: elle est seulement plus vive en ce point que dans le reste de l'appendice."

Meine zahlreichen Versuche haben mir fast ganz dasselbe ergeben, nur zu 3) muss ich eine Bemerkung machen. Die Vorderkopfteile, speziell die Lippen und die Mundgegend sind auch für mässige Riechreize recht empfänglich. Sie sind kaum weniger empfindlich als die kleinen Fühler, nur fällt ihre Reaktion, der Erfolg des Reizes viel weniger auf, als bei den Fühlern; während diese sich rasch einstülpen oder wegwenden, ist nur bei sorgfältiger Beobachtung eine leichte Bewegung der Lippen zu bemerken, übrigens schon wenn ein Riechstoff in ziemlicher Entfernung sich befindet. Ich glaube nicht, dass die Schnecke mittelst des Riechvermögens der Lippenhaut auf grössere Entfernung ihrer Nahrung nachgehen würde, vielmehr werden wir es hier mit „Riechtasten" zu thun haben.

Ich habe Anziehungsreaktionen bei Schnecken nicht in deutlicher Weise erzielen können. Käse, den Moquin-Tandon als eine gern genommene Speise angiebt, verschmähten meine Schnecken stets. Ich habe verschiedene Sorten verwendet, stärker riechende wurden geflohen, schwach riechende zwar nicht geflohen, aber nicht angebissen. Nur wenn letztere Käsearten mit Zuckerlösung bestrichen waren, konnte ich sicher darauf rechnen, dass die Schnecken ihn anbissen und längere Zeit benagten, wenn ihre Lippen zufällig das im Wege liegende versüsste Stückchen berührten. Ebenso geschah es, wenn ungeniessbare Stoffe (Filtrierpapier) mit Zuckerlösung bestrichen waren. Saccharin und Chinin reizten den Fussrand, so dass er sich etwas zurückzog und wirkten auch am Munde abstossend, damit benetzte Gegenstände verliessen die Schnecken augenblicklich, wenn sie dieselben berührt hatten.

Ein mehrfach citiertes und recht verschieden beurteiltes Experiment ist das von Velten schon vor langer Zeit angestellte. Schnecken mit Fühlern reagierten durch Einstülpung der Fühler prompt auf die Annäherung riechender Stoffe (Weingeist, Terpentinöl, Petroleum) und wussten Tropfen solcher Stoffe zu vermeiden. Das geschah auch noch, wenn ein Fühlerpaar entfernt war; beider Fühlerpaare beraubt, krochen die Schnecken jedoch blindlings in die riechende Flüssigkeit hinein.

Flemming's Urteil über dies Experiment ist: „Dieser Art der Beweisführung zolle ich die vollste Anerkennung." (99 pg. 468.) Weniger anerkennend spricht sich Simroth (292) aus, der die, wie mir scheint, etwas sonderbare Anschauung verficht, in diesen Fragen dürfe man auf das physiologische Experiment für die Entscheidung nicht zu viel Gewicht legen, es dürfe sich nur in den allerweitesten Grenzen bewegen. Ich kann das Velten'sche Experiment übrigens nicht bestätigen, vielleicht weil ich nicht mit Helix pomatia, sondern der empfindlicheren Helix hortensis experimentierte. Meine Tiere vermieden (einige Tage nach der Amputation beider Fühlerpaare) Tropfen ätherischer Öle fast stets, umgingen sie oder erhoben sich über denselben in die Höhe. Am sichersten gelang der Versuch mit kleinen Stückchen Campher oder Naphthalin. Diese wurden, obwohl sie sicherlich nicht ätzend und brennend wirken, von den fühlerlosen Tieren nie berührt, vielmehr hob sich der Vorderkörper in charakteristischer Weise in die Höhe, wobei deutlich zu bemerken war, dass auch der Fussrand den Reizstoff floh. Man könnte hier fast an Riechfunktion der Fussdrüse denken, wenn nicht auch der hintere Teil des Fusses ebenso sicher reagierte, wie der vordere. Ausserdem spricht Moquin-Tandon's Versuch dagegen, bei welchem Cauterisation des Fusses das Riechvermögen nicht aufhob.

Moquin-Tandon hat die ebenfalls vielcitierte Beobachtung gemacht, dass Schnecken, die der Ommatophoren beraubt und längere Zeit unter einem Blumentopf gehalten wurden, nach der Vernarbung der Wunde ihre Lieblingsspeisen nicht mehr zu finden wussten. Simroth meint, darüber könne man sich bei den ungünstigen Verhältnissen, in denen die Schnecken sich befunden hatten, nicht wundern, und der Versuch sei für die Riechfunktion der Ommatophoren nicht beweisend. Ich finde

es im Gegenteil sehr wunderbar, dass die Tiere nicht reagierten, die der Experimentator sonst so geschickt zu ködern wusste, denn erstens besassen die Tiere noch die vorderen Fühler, und zweitens pflegen in einigen Monaten die Fühlerstümpfe schon einen hohen Grad von Riechvermögen wieder erlangt zu haben, zu einer Zeit, wo makroskopisch eine Regeneration des Auges noch nicht zu erkennen ist. Gefangene Schnecken sind viel weniger leicht zum Fressen zu bringen, als gefangene Insekten, sie ertragen Nahrungsmangel sehr viel länger ohne Schaden; hiermit dürften wohl die ungleichen Resultate zu erklären sein, welche die einzelnen Experimentatoren erhielten. Wenn eine Schnecke eine vorgesetzte Speise nicht in Angriff nimmt, ist dies kein so sicherer Beweis dafür, dass sie die Speise nicht wahrnahm, wie wenn etwa eine Fliege Honig verschmäht. Die Schnecken sind zu diesem Versuche nicht gierig genug.

Der Deutung des Semper'schen Organs und der Fussdrüse als Riechwerkzeuge brauche ich hier nicht besonders zu widersprechen, sie sind auf zu schwache Argumentationen gestützt, und scheinen mir durch das vorliegende Material an Versuchen alter und neuer Zeit unhaltbar gemacht. Nähere Betrachtung verdient indessen die Auffassung Simroth's in unserer Frage, welcher Forscher dadurch eine gewichtige Stimme in diesen Erörterungen hat, dass er nicht allein die Riechorgane, sondern zusammenhängend die Sinnesorgane der Mollusken bearbeitet hat. Simroth's Anschauung ist gekennzeichnet in den Worten (292 pg. 333): „Ich nehme [daher] an, dass die gewöhnliche typische Sinneszelle der Haut jene chemischen Einwirkungen, wie sie dem so verwandten Geruch und Geschmack zu Grunde liegen, in einer noch unaufgelösten Formel im allgemeinen zum Bewusstsein bringt, dass sie aber noch zu wenig verfeinert ist, um einen mechanischen Reiz durch Berührung sogleich als Schmerz zu empfinden, welcher Reiz vielmehr nach Analogie eines geringen Kitzels immerhin durch Localisierung auf die betreffende Hautstelle eine Anschauung von dem fremden berührenden Körper hervorbringen mag." [1]) Der hier zu Grunde liegende Gedanke fällt, wie man leicht sieht, beinahe zusammen mit demjenigen, auf welchem diese meine Abhandlung beruht, mit der Theorie der Wechselsinnesorgane. Durchaus auf dem Boden der Morphologie und Histiologie vorgehend, trifft hier Simroth mit dem zusammen, was ich auf experimentellem Wege abgeleitet habe. Differenzen freilich ergeben sich sofort bei Betrachtung der Einzelheiten, und zwar dadurch, dass Simroth den Wert des Experimentes so gering achtet und seine Verwendung verschmäht. Er hätte sonst finden müssen, dass für unsere einheimischen Mollusken nicht die Behauptung aufrecht zu halten ist, die ganze Haut sei ein chemisches Sinnesorgan. [2]) Ich muss auf den oben aufgestellten Satz zurückkommen: Prüft man die chemische Reizempfindlichkeit der Haut eines Tieres, so ist positiver Ausfall des Versuches nicht sicher beweisend für Existenz eines ächten Riech- bezw. Schmeckorganes, negativer Ausfall aber beweist das Fehlen eines derartigen Organes an der geprüften Stelle fast sicher. Wenn auch Simroth behauptet, die Gleichartigkeit der Sinneszellen an den verschiedenen Hautteilen beweise Identität der Funktion, so muss ich dem gegenüber aufrecht erhalten, dass wir nicht über die Annahme hinauskommen, die

---

[1]) Ferner durch die Stelle: Man bekommt „den Gesamteindruck, als wenn die Schneckenhaut als Sinneszellen tragende Schleimhaut durchweg den chemischen Wahrnehmungen zugänglich wäre, um eine verstärkte Sensibilität des Geruchs oder Geschmacks an einzelnen Stellen durch Häufung der Nervenenden herauszuarbeiten. So wäre in den Fühlern und der Umgebung des Atemloches eine Steigerung der allgemeinen Geruchsempfindung der Haut zu suchen.

[2]) Als ein Curiosum kann ich hier den Einwand anführen, mit welchem Sochaczewer gegen Cuvier's Anschauung von dem Riechvermögen der Haut zu Felde zieht. Genannter Autor meint, wenn ein solches bestände, könnten die Schnecken nicht erkennen, aus welcher Richtung der Geruch herkomme. Ähnliche Schwächen finden sich in Sochaczewer's Arbeit mehrfach.

Sinneszellen seien am einen Orte entweder nur für chemische Reize empfänglicher als am anderen, oder am ersteren Orte für sämtliche Reizarten empfindlicher als am letzteren. Ihre Natur als Wechselsinnesorgane bleibt dabei gewahrt.

Für Simroth's Auffassung wie für die meinige würde es nichts auffallendes und unbegreifliches haben, wenn die Sinneszellen der Haut auch einmal an einer anderen Stelle als am Kopfe durch besonders zahlreiche Anhäufung und eine spezifische Disposition ein wirkliches Riechorgan bilden würden, so z. B. an der Atemöffnung. Die Thatsache, dass an dieser Stelle das sog. Lacaze'sche Organ, also eine Kongregation von Sinneszellen sich findet, genügt für Simroth und andere, um jene Stelle für ein Riechorgan der Landpulmonaten zu erklären. Ich finde dies ganz ungenügend begründet. Wenn ein physiologischer Grund dem morphologischen zu Hilfe käme, könnte man unbedenklich zustimmen, aber das ist nicht der Fall. Simroth glaubt zwar einen solchen zu haben. Er führt die Beobachtung Cuvier's an, welcher sah, dass Schnecken aus ihrem Gehäuse hervorkamen, wenn eine Speise davorgelegt wurde. Da nun die Atemöffnung auch bei ins Gehäuse zurückgezogenen Schnecken frei liegt, nimmt Simroth an, dass nur diese der Sitz des hiebei in Wirksamkeit tretenden Geruchssinnes sein könne. Mehr als zur Zeit der Abfassung seiner grossen Schrift über die Sinnesorgane unserer einheimischen Mollusken scheint Simroth jetzt, oder wenigstens zur Zeit der Veröffentlichung der Arbeit über das Geruchsorgan von *Parmacella*, der Ansicht zuzuneigen, dass das Lacaze-Spengel'sche „Riechorgan" diesen Namen wirklich verdiene. Die alte Cuvier'sche Beobachtung scheint die Hauptstütze dieser Anschauung zu sein. Meiner Ansicht nach ist diese Stütze schwach, denn, so viel ich weiss, ist Cuvier's Beobachtung nicht wiederholt und bestätigt worden, und sie konnte daher leicht auf einem Zufalle beruhen. Ich habe sie nie bestätigen können. Über die *Parmacella*, an welche Simroth speziell seine Erörterung über den Sitz des Geruches geknüpft hat, fehlen mir Erfahrungen, möglicherweise mag jenes Organ bei ihr wirklich dem Geruche dienen; sicherlich ist bei *Helix*, *Succinea* und den Wasserpulmonaten der chemische Sinn nicht an die Atemhöhle gebunden.

L. Plate beschreibt neuerdings bei *Testacella* das Geruchsorgan sogar „in dem hintersten Winkel der Atemhöhle"! Und diese seltsame Behauptung wird ohne Versuch eines Beweises aufgestellt, mit souveräner Verachtung aller Versuche, mit denen sich frühere Forscher abgemüht haben. Dass die meisten übrigen Landpulmonaten jenes Geruchsorgan nicht besitzen, erklärt Plate in der Weise, dass er sagt, diese von vegetabilischer Nahrung lebenden Tiere bedürfen nicht eines so feinen Geruchssinnes wie die *Testacellen*, welche Regenwürmer in der Erde grabend verfolgen, wobei die empfindlichen Fühler (welche Plate nebenbei auch als Riechwerkzeuge gelten lässt) nicht ausgestülpt, also nicht funktionsfähig bleiben können. Dass die Wasserschnecken ein so wohl entwickeltes Riechorgan (?!) haben, kommt nach Plate daher, dass sie gegen Verschlechterung des Wassers sehr empfindlich sind, also diese beizeiten wahrnehmen müssen. Eine Schwierigkeit bietet die der *Testacella* nahestehende *Daudebardia*, welcher das Organ ganz fehlt. Plate erklärt diesen misslichen Umstand höchst einfach so: Die *Daudebardia* hat lange Zeit vegetabilische Nahrung genossen, dabei ist ihr Riechorgan geschwunden. Die Angewöhnung an animalische Nahrung ist erst jungen Datums, das Organ noch nicht wieder entwickelt! Solche Argumentationen bedürfen keiner Widerlegung!

Nachdem ich so die Gründe besprochen habe, welche ich für meine Ansicht, dass die vier Fühler der Schnecken deren wichtigste Riechorgane seien, anführen kann, erübrigt es noch, einige Bemerkungen über den feineren Bau des Riechorganes zu machen, soweit wir denselben kennen. Es ist dies vor allem nötig, um einige irrtümliche Angaben richtig zu stellen, welche E. Jourdan wie so häufig in seinem Buche über „Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere“, so auch in dieser Frage sich hat zu Schulden kommen lassen. Zunächst ist es nicht richtig, wenn Jourdan mit Bezug auf Flemming's histiologische Arbeiten sagt, die Sinneszellen des Fühlerknopfes besitzen keine Eigentümlichkeiten, welche sie von den übrigen Sinneszellen der Haut trennen. Jourdan sagt u. A.: (152a pg. 196) Es fehlen den Fühlergeruchsorganen der Landschnecken daher bestimmte anatomische Eigenschaften. Ohne Zweifel kann die Fühlerspitze als eine besonders reich innervierte Stelle angesehen werden, aber es gibt hier keine anatomische Erscheinung, die man nicht auch anderwärts bei den Schnecken wahrnehmen könnte.“

Das stimmt schlecht mit der Quelle, aus welcher Jourdan geschöpft hat. Flemming berichtet (99 pg. 446), dass die sonst warzige Haut am Fühlerknopfe ganz glatt wird; „und zugleich sieht man auf den ersten Blick, dass hier ein eigentümliches Epithel beginnt. Auch makroskopisch sticht die Knopfoberfläche vermöge ihres durchscheinend graugelben Aussehens und ihres eigenen matten Glanzes von den übrigen Hautstellen ab. Mikroskopisch — — — fällt zunächst die äusserst starke Cuticula auf; sodann die dicht gedrängte Aneinanderlagerung der Zellen“ u. s. f. Die Schleimdrüsen der übrigen Haut fehlen am ganzen Fühler, die Farbstoffdrüsen wenigstens am Knopfe. Nur Becherzellen finden sich von drüsigen Gebilden. Weiterhin schreibt Flemming (pg. 461): „Die oberen und unteren Fühler der Landpulmonaten, auch anatomisch sehr abweichend gebaut, werden versorgt von einem Nerven, welcher relativ mindestens viermal stärker ist, als bei den Fühlern der Wasserschnecken. Dieser Nerv tritt in den Fühlerendknopf, mehr als achtmal mächtiger als der an ihm entspringende Nerv. opticus, nimmt eine mächtige und eigentümliche Ganglienausbreitung und seine Fasern endigen zwischen einem besonders geformten Epithel, in Sinneszellen, welche durch ihre Kleinheit und ihr auf die Fühlerendplatte lokalisiertes Vorkommen wesentlich von den Haarzellen abweichen.“

Die Gestalt der gewöhnlichen Hautsinneszellen ist von derjenigen der Nervenendorgane des Fühlerknopfes so verschieden, dass Flemming anfangs Bedenken trug, beide gleich zu benennen, und letztere als „Endkölbchen“ bezeichnete. Es sind also Unterschiede genug vorhanden, welche es verständlich machen, dass die Geruchsempfindlichkeit der Fühlerknöpfe so weit von derjenigen der Haut abweicht.

Die Geruchsempfindlichkeit der Mundgegend und Lippen dürfte darauf beruhen, dass hier das Geschmacksepithel gereizt wird, was auch normaler Weise, beim Riechen aus nächster Nähe vorkommen wird. Dass auch diese Gegend ein Epithel besitzt, welches von dem der Haut im übrigen sich unterscheidet, geht aus Simroth's Schilderung hervor. (293 pg. 321.)

Nehmen wir noch hinzu, dass in dem stets schleimbedeckten Fussrande nach Flemming die Sinneszellen der Landschnecken denen der Wassermollusken gleichen, so haben wir an sämtlichen chemisch besonders empfindlichen Stellen ein vom gewöhnlichen Hautsinnesepithel abweichendes Epithel (Fühlerknöpfe, Mundteile, Fussrand). Es stimmen also Experiment und histiologischer Befund in diesem Falle recht gut, jedenfalls viel besser als bei den Wasserschnecken, wo nach Flemming die geschmacksempfindlichen Fühler dasselbe Sinnesepithel tragen wie der unempfindliche Mantel.

Mit Beziehung auf die eben citierten Stellen aus Jourdan und Flemming will ich noch

anführen, dass Jourdan in seiner Fig. 24 „das Fühlerende einer Weinbergsschnecke“ abbildet, und im Text darauf als auf einen Längsschnitt, genommen von einem augentragenden Fühler hinweist, „nach Flemming.“ Bei Flemming stellt die Figur (Fig. 11) einen Querschnitt durch den Stiel des kleinen augenlosen Fühlers dar! Also Punkt für Punkt das Gegenteil! Auffallend ist es auch, dass Jourdan die hervorragenden Arbeiten von Simroth offenbar gar nicht kennt, daher das einzige, was er über Geschmacksorgane der Mollusken anzuführen weiss, die Abhandlung Flemming's über geschmacksknospenartige Gebilde an Molluskentastern ist. Die Schmeckfunktion dieser Knospen ist in der That recht wahrscheinlich, wenn ich auch gerade in der Knospenform des Sinnesepitheliums an genannten Orten keinen Beweis für das Schmeckvermögen sehen möchte.

Lamellibranchiaten.

Zu Versuchen verwendete ich *Mya arenaria*, *Pholas dactylus*, *Psammobia vespertina*, *Capsa fragilis*, *Lima hians*, *Cardium tuberculatum*, *Venus gallina und verrucosa*, *Cytherea chione*, *Tellina nitida und complanata*.

Selbst den Muscheln sagt man nach, sie besässen Geruchs- und Geschmacksorgane. Ich glaube, es ist ohne weiteres klar, dass diese Angabe sehr cum grano salis aufzunehmen ist. Als ächte Wassertiere besitzen sie gewiss keine ächten Riechorgane. Aber auch ihr Geschmackssinn wird von dem der anderen Tiere ziemlich verschieden sein. Bei einer Muschel, die ihr Leben lang ruhig im Sande steckt, ihren Sipho ausstreckt und durch den Wimpernstrom sich die Nahrung unzerkleinert, wahllos zuführen lässt, werden die Anforderungen an ein Geschmacksorgan wesentlich andere sein, als bei einem Tiere, welches seine Beute sucht, verfolgt, packt, zerkleinert. Fast ausschliesslich wird sich die Bedeutung des chemischen Sinnes bei diesen Muscheln (deren Vertreter unter den obengenannten *Pholas*, *Mya* und *Capsa* sind) darauf beschränken, bei allzustarker Verunreinigung des umgebenden Wassers zu veranlassen, dass der Sipho geschlossen, bez. eingezogen wird. Anders liegt die Sache bei Muscheln, welche wie *Psammobia*, *Lima*, *Cardium etc.* lebhafter Ortsbewegung fähig sind. Bei diesen ist es sogar möglich, dass sie mittelst ihres chemischen Sinnes Örtlichkeiten aufsuchen, welche reichere Ausbeute an Nahrung versprechen.

Ich habe den Eindruck gewonnen, dass namentlich bei Muscheln der letzteren Art der chemische Sinn sehr empfindlich, jedoch nicht auf einzelne bestimmte Stellen beschränkt ist, wie solche als Geruchsorgane, Abdominalorgane u. s. f. beschrieben sind. Vielmehr sind es grosse Strecken der Haut, welche mit einem empfindlichen Schmeckvermögen begabt sind.

Bei der sehr lebhaften *Psammobia vespertina*, welche ich in Neapel in grösserer Zahl untersuchen konnte, sind die Siphonen in ihrer ganzen Länge, und ebenso der ganze Fuss, selbst für sehr schwache Reize, die keineswegs ätzend wirken (Vanillin, Cumarin, Chinin hydrochlor., Strychnin etc.) empfindlich. Die genannten Teile zucken, von einer solchen Lösung bespült, momentan zurück. Zuweilen sucht das Tier durch rasches heftiges Ausstossen des Fusses zu entfliehen, in anderen Fällen klappt es einfach die Schalen zu. Der zwischen den Schalen vortretende Mantelteil ist so wenig reizbar, dass man ihm Schmeckvermögen völlig absprechen kann. Es sind also nur die Teile, welche mit der Aussenwelt besonders viel in Berührung kommen, an denen sich Schmeckvermögen nachweisen lässt.

Auffallend war mir die ganz schwache Wirkung von Rosmarinöl-Wasser und Kreosot-Wasser,

welche sonst so heftig reizen, und namentlich nicht hinter dem Vanillin zurückzustehen pflegen. Ich weiss mir diese Ausnahme von der Regel nicht zu deuten.

Saccharin ist, wie bei den meisten Seetieren, und in schroffem Gegensatze zu vielen Süsswassertieren, wirkungslos, ebenso natürlich Zucker.

Bei *Lima hians* sind ganz vorzugsweise die Fäden am Mantelrande empfindlich, etwas weniger der Fuss, noch weniger der freie Mantel. Auf Reizungen entflieht das Tier mit raschen Schwimmbewegungen.

Capsa fragilis hat kurze Siphonen, so dass es nicht festzustellen ist, ob sie in ihrer ganzen Länge oder nur an der Mündung reizbar sind.

Mya arenaria erhielt ich aus dem Watt bei der Insel Sylt. Der Sipho ist hier verhältnismässig sehr lang. Im Gegensatze zu *Psammobia* ist die Aussenfläche des Sipho durch mässige Reize (Chinin) nicht erregbar. Hiermit stimmt die Thatsache, dass die Bekleidung des Sipho nicht wie dort zart und glatt, sondern ziemlich derb und fest ist. Dagegen zeigt der fransenartige Tentakelbesatz beider Siphoöffnungen hohe Empfindlichkeit. Gegen mechanischen Reiz ist der ganze Sipho empfindlich, da dieser die Haut durchdringt. Der Sipho kann lange nicht so rasch eingezogen werden wie bei *Psammobia* und *Capsa*.

Der Mantel zwischen den Schalen ist wenig reizbar.

Von Interesse ist, was R. Dubois (74 pg. 973) über Reizungen bei *Pholas dactylus* berichtet:

„Si l'on place verticalement, dans une éprouvette remplie d'eau de mer, une Pholade (Pholas dactylus), elle ne tarde pas à allonger son siphon. L'orifice du conduit aspirateur s'ouvre bientôt par l'épanouissement des tentacules, comme la corolle d'une fleur. Si à ce moment on laisse tomber par l'orifice du siphon une goutte d'un liquide insipide pour le Mollusque, plus dense que l'eau de mer, légèrement coloré pour suivre facilement sa marche et chargé d'une substance sapide déterminée (gentiane, strychnine, acide citrique, essence de girofle etc.), on voit d'abord les tentacules se replier vers le centre de l'orifice du siphon, puis une première contraction lente, fibrillaire, se produire, suivie au bout d'un temps variable d'une seconde contraction, celle-ci brusque, violente, ne ressemblant en rien á la première . . . ."

Diese Beobachtung kann ich durchaus bestätigen. Die gleiche Art der Reaktion bemerkte ich bei *Capsa* und *Psammobia*, sie ist auch übereinstimmend mit der Reaktion der Randfäden von *Carmarina hastata*, des Mundrandes von *Beroë*, der Haut mancher Schnecken und Würmer u. s. f.

Dubois fährt fort: „Si l'on cherche quel est le siège de la sensation gustative en déposant directement des traces de substances sapides sur les différents points du corps de l'animal, on remarque d'abord, contrairement à ce qu'on aurait pu supposer, que les grands palpes qui entourent la bouche du Mollusque ne sont pas sensibles à ce genre d'excitant. Il en est de même pour les autres points du corps, sauf pour la paroi externe et interne du manteau, y compris la membrane contractile qui réunit en avant les deux valves. Les plaques et les cordons de Poli, organes de sécrétion, sont très peu sensibles."

Dubois beschreibt nun näher die Art der Reaktion des Sipho bei chemischer Reizung. Zuerst bildet sich eine leichte oberflächliche Einsenkung, „résultat d'une contraction lente des segments contractiles du système avertisseur." Die Einsenkung vergrössert sich, dann nach einer nach der Reizstärke wechselnden Zeit erfolgt eine plötzliche heftige Zusammenziehung der Längsmuskulatur. „C'est un phénomène indiquant nettement que les ganglions, d'où émanent les nerfs qui vont aux grands muscles moteurs du siphon ont été avertis des mouvements périphériques

du système avertisseur. Si ce premier mouvement n'existe pas, il n'y a pas de contraction réflexe."

Dubois hat nämlich in einer früheren Arbeit (77) die Ansicht ausgesprochen, dass die Reaktion des Sipho von *Pholas* auf Lichteinwirkung sich zusammensetzt aus der Zusammenziehung zweier Muskelsysteme, deren eines als „appareil avertisseur" bezeichnet wird und die Zusammenziehung des anderen Systems erst secundär veranlassen soll. Unter der Cuticula liegen pigmentierte Epithelzellen, welche in direktem Zusammenhange mit Muskelfibrillen stehen (also eine Art Neuromuskelzellen). Das aus Epithelsegment und Muskelsegment gebildete Ganze nennt Dubois „l'élément photomusculaire." — „Ce système avertisseur se met en rapport plus ou moins directement avec les éléments sensitifs de la périphérie." Welcher Art diese Beziehungen sind, soll in einer künftigen Arbeit mitgeteilt werden. Der Lichtreiz und ebenso der chemische Reiz sollten nur die Epithelzellen erregen, und hierauf die Muskelfibrillen mit Kontraktion reagieren. „Cette contraction ébranle les éléments nerveux périphériques, comme si l'on excitait mécaniquement le siphon en touchant sa surface. Cette impression sensitive (phosphène photodermatique) est transmise par les filets nerveux centripètes aux ganglions d'où partent les nerfs moteurs . . . ." Also die Zusammenziehung der Hautmuskulatur erregt centripetale Nerven, welche die Erregung dem Ganglion zuleiten, das nun seinerseits reagiert, indem es den tiefer gelegenen starken Muskeln den Impuls zum Rückzuge des Sipho gibt.

Wie weit die zu Grunde liegenden anatomischen Beobachtungen zuverlässig sind,[1]) kann ich wegen Mangels eigener Anschauung und weil Dubois keine Abbildungen gibt,[2]) nicht sicher beurteilen. Die ganze Hypothese über die Art der Reizaufnahme scheint mir aber einen schwachen Punkt zu besitzen, der darin liegt, dass man sich nicht vorstellen kann, in welcher Weise das Muskelepithelelement den sensitiven Nerven erregen soll. Was ist dies überhaupt für ein Nerv, der durch die Kontraktion des Muskels erregt wird? Wo endigt er? Von Endapparaten dieses Nerven spricht Dubois gar nicht, man erfährt nur, dass „der Nerv erregt wird," und zwar durch Muskelkontraktion. Ich kann mir nichts anderes denken, als dass Dubois annimmt, dieser Nerv sei der Tastnerv und er oder seine Endzellen, (von denen aber nicht gesprochen wird) würden durch die Kontraktion gedrückt. Wozu aber dieser Umweg? Es lässt sich ja doch sehr wohl annehmen, die Sinneszellen, die Endapparate des sensiblen Nerven werden durch den chemischen Reiz erregt, und die im Verlaufe des

[1]) Rawitz läugnet in seiner ausführlichen Abhandlung über den Mantelrand der Acephalen (Jenaische Zeitschrift 1892 Bd. 27) die von Dubois behaupteten Eigentümlichkeiten des histiologischen Baues im Sipho von Pholas, und beschreibt statt derselben Verhältnisse, die sich den sonst bei Mollusken gefundenen zwanglos einreihen. Rawitz's histiologische Untersuchungen machen den Eindruck weit grösserer Zuverlässigkeit, als man sie den Angaben Dubois's nachsagen könnte, auch ist es mir gelungen, sie in wichtigen Punkten direkt zu bestätigen.

[2]) Die grosse Arbeit von Dubois (R. Dubois, Anatomie et physiologie comparée de la Pholade dactyle, structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, vision dermatoptique, photogénie; avec une théorie générale des sensations. Paris 1892), welche eine Zusammenfassung und ausführliche Darstellung des schon früher kurz Mitgeteilten gibt und zahlreiche Abbildungen enthält, war mir leider erst während des Druckes vorliegender Arbeit zugänglich. Beweise für Dubois's Anschauungen liefert indessen auch sie nicht. Die Abbildungen sind von höchst geringem Werte, trotz ihrer schönen Ausführung; jedenfalls beweisen sie nicht die Existenz des élément myoépithélial, womit die ganze théorie des sensations auf schwankendem Boden steht. Die von Rawitz (a. o. O.) gefundenen Flemming'schen Pinselzellen der Haut sind Dubois gänzlich entgangen. Ausserdem dürften die physiologischen Überlegungen, auf welche Dubois seine Theorie der Sinnesempfindungen gründet, der ernsteren Kritik nicht stand halten. Während ich Dubois's Beobachtungen an Pholas fast durchweg bestätigen kann, stimme ich mit der Deutung derselben, speziell mit der Annahme des système avertisseur, nicht überein.

Nerven eingeschalteten Ganglienzellen lösen bei geringem Grade der Reizung zunächst nur eine lokale Reaktion aus, bestehend in Kontraktion der Muskeln der Haut. Dies wäre eine Reflexbewegung mit sehr kurzem Reflexbogen. Wird der Reiz stärker, so giebt ihn die periphere Ganglienzelle weiter an das centrale Ganglion, welches nun die allgemeine Reaktion auslöst. Jene erste lokale Kontraktion könnte auch nichtnervöser Natur sein, und entweder auf direkter Muskelreizung beruhen oder es könnte, wofür die Dubois'sche Arbeit keinen Beweis liefert, wirklich eine Art Neuromuskelzellen vorhanden sein, welche auf Reiz reagieren. Dass aber zwischen der lokalen und der allgemeinen Reaktion ein ursächlicher Zusammenhang bestehen sollte, scheint mir sehr unwahrscheinlich und durch Dubois's Angaben jedenfalls nicht erwiesen.

Deutlicher als bei Muscheln fand ich, wie ich schon oben erwähnte, die lokale Kontraktion in der Haut mancher Schnecken ausgebildet. Am schönsten zeigt sie *Pleurobranchaea*, doch fehlt sie auch bei *Aplysia* nicht. Aus der Art, wie die durch mechanischen, chemischen und elektrischen Reiz erregte Stelle sich leicht einsenkt und etwas faltig wird, möchte man fast auf die Gegenwart von Gebilden schliessen, welche den Neuromuskelzellen Kleinenberg's, den éléments myoépithéliaux Dubois's analog sind, und mit dem Nervensysteme nicht notwendig in Zusammenhang zu stehen brauchten. Dazwischen werden die Sinneszellen zerstreut sein, welche an Fühlern und Mund überwiegen.[1]

Anschliessend an die hier citierte Arbeit Dubois's möchte ich noch Bezug nehmen auf eine von demselben Forscher geäusserte Ansicht, betreffs welcher wir auf die Schneckenfühler zurückgreifen müssen. Auch hier macht Dubois den meiner Ansicht nach höchst unglücklichen Versuch, sein système avertisseur herbeizuziehen. Er beobachtete am abgeschnittenen Fühler in der feuchten Kammer Kontraktionen bei Reizung durch Benzoldämpfe und glaubt damit nachgewiesen zu haben, dass auch hier die Geruchsempfindung dadurch zu stande kommt, dass das élément myoépithélial auf den Riechreiz sich kontrahiert und nun mechanisch den Nerven erregt. Wo die Verhältnisse so klar liegen, wie am Schneckenfühler, braucht man doch solche komplizierte Annahmen nicht. Es liegt nicht der mindeste Grund vor, zu bezweifeln, dass es eine chemische Reizung von Sinneszellen gibt, so gut wie es chemische Nervenreize gibt. Übrigens wäre ja auch für Dubois die Annahme nicht zu umgehen, dass das élément myoépithélial chemisch reizbar sei, warum sollte also die Nervenendzelle nicht chemisch reizbar sein können? Zum mindesten ist der Beweis nicht erbracht, dass dies nicht der Fall sei. Aus der Bemerkung Dubois's, dass die Riechschleimhaut der Wirbeltiere derjenigen der Schnecken ganz ähnlich eingerichtet sei, scheint hervorzugehen, dass Dubois auch für diese den chemischen Reiz abschaffen will. Auch für das Hörorgan verspricht er uns ein système avertisseur.

[1]) Aus einer früheren Arbeit (219 pg. 335) citiere ich folgende Stelle, in welcher An=Anode, Ka=Kathode, S=Schliessung, Ö=Öffnung, Z=Zuckung, E=Erregung zu verstehen ist. „Nicht überflüssig dürfte die Bemerkung sein, dass das Schmeckvermögen der *Aplysia*, ebenso wie bei *Limnaeus* und *Planorbis*, dieselbe Lokalisation hat, wie die An SZ und Ka ÖZ. Eine gewisse langsame Reaktion auf stärkere Geschmackseindrücke ist auf der ganzen Haut verbreitet, zusammenfallend in Ausbreitung und Charakter mit der Ka SE. Dies gilt auch für andere Schnecken; so tritt bei *Limnaeus* die Ka SE sehr spät (bei ziemlich starkem Strome) auf, dem entsprechend ist das Schmeckvermögen der Haut (mit Ausnahme der anoden-empfindlichen Teile) sehr gering. Bei *Nassa* ist Ka SE und Schmeckvermögen der Haut gleich Null, bei *Janus* und *Pleurobranchus* dagegen beides stark entwickelt."

Ferner pg. 336: „*Lamellibranchiaten*. Von diesen untersuchte ich *Psammobia vespertina* und *Lima hians*, sehr lebhafte und gegen chemische Reize empfindliche Tiere. Mit dem mir zur Verfügung stehenden Strome blieb trotzdem jede Reaktion selbst an den Siphonen und den Mantelfäden von *Lima* aus." Diese Differenz zwischen Schnecken und Muscheln, welcher sich noch verschiedene andere anreihen liessen, ist unaufgeklärt.

Histiologische Untersuchungen an Muscheln habe ich nicht in eingehender Weise vorgenommen. Die Mitteilungen Flemming's, Drost's und Rawitz's[1]) ergeben, dass die Verhältnisse ähnlich sind, wie bei den *Gasteropoden*, indem auch hier sich Pinselzellen finden. Ausserdem sind aber noch verschiedene Sinnesorgane beschrieben, welche als dem chemischen Sinne dienend bezeichnet werden. Mit einem gewissen Rechte dürfte dies von den Siphopapillen und Tentakeln mancher Muscheln gesagt werden, mit weniger Recht von den Lacaze-Duthiers-Spengel'schen Organen in der Nähe der Kiemen, und von den abdominalen Sinnesorganen Thiele's. Spengel nannte eine zwischen dem Hinterende des Fusses und dem After gelegene quere Schlangenlinie grünbraunen Pigmentes „Geruchsorgan."

Mit Ausnahme der Sinnesorgane an den Siphonen haben wir keinen Anhaltspunkt für die Annahme, dass jene Sinnesorgane dem chemischen Sinne dienen. Der chemische Sinn scheint bei den *Lamellibranchiaten* noch mehr als bei *Gasteropoden* mit dem Hautsinne zusammen zu fallen, spezifische Organe besitzt er vielleicht gar nicht, sondern er wird nur durch Wechselsinnesorgane des mechanischen, (thermischen?), chemischen Sinnes (bei einzelnen auch des Lichtsinnes) vermittelt. Dass die hochgradige chemische Reizbarkeit des Fusses und Siphos für *Psammobia*, sowie der Mantelrandtentakeln für *Lima* von grossem Werte wäre, wird man kaum annehmen dürfen. Wahrscheinlich besitzen eben jene Teile ein wohl entwickeltes Sinnesepithel, das vorzugsweise mechanischen Reizen ausgesetzt sein wird und in deren Perception seine Bestimmung haben dürfte. Die chemische Reizbarkeit, das Schmeckvermögen, halte ich in diesem Falle für eine mehr zufällige Eigenschaft des Sinnesepithels.

Carinaria mediterranea.

Von diesem Vertreter der *Heteropoden* untersuchte ich ein frischgefangenes lebhaftes Exemplar in Neapel. Wegen der steten Unruhe sind die Versuche schwierig und unsicher.

Schmeckvermögen der Rumpfhaut scheint zu fehlen, es ist in jedem Falle sehr gering entwickelt.

Der Mund ist dagegen Sitz eines deutlich ausgesprochenen Schmeckvermögens. Wenn Zuckerlösung den Mund traf, wurde regelmässig die bezahnte Zunge vorgestreckt, wie um etwas vor dem Munde befindliches zu ergreifen, also ganz analog, wie die Wasserschnecken ihre Zunge in Thätigkeit setzen, wenn sie süssen Geschmack bemerken. Merkwürdigerweise hatte Chinin denselben Erfolg. Die Lösungen müssen den Mund ohne merkliche Strömung treffen, wenn der Versuch rein sein soll, da ein mechanischer Reiz, durch einen Strahl reinen Seewassers bewirkt, allein schon hinreicht, um jene Zungenbewegungen zu erzeugen.

Da von Boll (31) und Todaro (307) an der Rüsselspitze und der Mundhöhle „becherförmige Organe" gefunden wurden, wird man keinen Anstand nehmen, diese als Geschmacksorgane zu deuten.

Weniger gut stimmen die Experimente mit dem Ergebnis der anatomischen Forschung bezüglich des sog. Geruchsorganes, welches ein flimmerndes Sinnesorgan an der Vorderseite des Eingeweidesackes sein soll. Die Deutung als Riechorgan stammt von Leuckart (182) (bei *Pterotrachea*), während Gegenbaur (114), welcher bald danach dasselbe Organ bei *Pterotrachea* und *Firoloides* beschrieb, die Leuckart'sche Deutung anzweifelt, weil erstens kein Beweis für die Existenz von Riechvermögen überhaupt vorliege, und weil zweitens die Lage so weit vom Munde entfernt für ein Riech-

[1]) Der Mantelrand der Acephalen, Jenaische Zeitschrift Bd. 22, 24 und 27.

werkzeug wenig günstig und daher unwahrscheinlich sei. Ich stimme diesen Gründen vollständig zu und kann den weiteren hinzufügen, dass ich bei *Carinaria* an der bezeichneten Stelle keine Spur von Empfindlichkeit fand.

Cephalopoden.

Eigene eingehende Untersuchungen über die *Cephalopoden*-Sinnesorgane fehlen mir. Riechorgane sind bei ihnen verschiedentlich beschrieben, aber ohne alle beweisende Versuche und mit schwacher Begründung (Kölliker, Zernoff, Spengel u. A.). Lankester und Bourne beschreiben bei *Nautilus* ein „Osphradium" in Gestalt kleiner zitzenförmiger Papillen, etwas ausserhalb der Anheftung der vorderen Kiemen, Kölliker beschreibt das Riechorgan in der Nähe der Augen. In Claus's Lehrbuch der Zoologie steht der Satz: „das Geruchsorgan liegt hinter dem Auge in Form einer mit Flimmerhaaren bekleideten Grube" (pg. 682). Mit gleicher Bestimmtheit wird in verschiedenen anderen Werken von einem Geruchsorgane der *Cephalopoden* gesprochen, und zwar scheint sich besonders das Organ in der Nähe der Augen allgemeiner Anerkennung zu erfreuen. Abgesehen von dem Mangel physiologischen Beweises steht der Annahme dieses Riechorganes noch der Umstand entgegen, dass dann *Nautilus* zwei Riechorgane besitzen würde, das eine neben dem Auge, das andere als Homologon des Spengel'schen Organes, welches von denselben Autoren auch für ein Riechorgan gehalten wird.

Im Sinne der Existenz von feinem Schmeckvermögen bei *Cephalopoden* dürfte folgende Notiz von Kollmann zu verwerten sein (166 pg. 10, abgekürzt citiert): Ein Hummer, der in das Bassin der *Octopoden* gesetzt war, wurde angegriffen und bekämpft. Er wurde in das anstossende Bassin gesetzt, das durch eine solide Cementmauer, die 2 cm über Wasser ragte, von jenen abgetrennt war. Ein Krake setzte noch am selben Tage über die Mauer und zerriss den Hummer, den er nicht hatte sehen können, sondern nur durch das zikulierende Wasser gewittert haben musste.

An anderer Stelle: „Die Kraken . . . besitzen eine hohe Orientierungsgabe und finden immer die Lage des Meeres, aus dem sie der Zufall oder die Willkür der Beobachter entfernt. Verany hat sich oft damit unterhalten, *Eledone* ziemlich weit vom Strande hinzulegen, und zwar an Punkte, von denen aus das Wasser schwer zu erreichen war, überdies verdeckt wurde durch Felstrümmer, aber stets nahmen sie den direktesten Weg zum Wasser."

Dies könnte auf Riechvermögen deuten. Ich habe mit *Sepiola* und *Schaeurgus* experimentiert, ohne indessen einen wertvollen Anhaltspunkt für die Lokalisation des chemischen Sinnes gewinnen zu können. Der vorzugsweise leitende Sinn scheint der Gesichtssinn zu sein.

Ciona intestinalis.

Als einzigen Vertreter der Manteltiere untersuchte ich experimentell *Ciona intestinalis*, welche in Neapel stets leicht zu erhalten war.

Da dieses Tier bei den leisesten Erschütterungen oft heftig zusammenzuckt, hätte man denken können, chemische Reize würden vielleicht auch stark reizen. Das Gegenteil ist aber der Fall. Der derbe äussere Mantel ist hervorragend unempfindlich, von Schmeckvermögen ist hier gar nicht zu reden. Starke Reizmittel, wie concentrierte Pikrinsäurelösung, üben selbst in längerer Zeit gar keine Reizwirkung auf den Mantel aus.

Aber auch die Ein- und Ausfuhröffnungen der Kiemenhöhle (Mund und After) sind gegen mässige Reize, wie Vanillin und Cumarin, ganz unempfindlich, nur concentrierte Pikrinsäure wirkt merklich reizend, die Öffnungen werden geschlossen und etwas zurückgezogen. Chinin. hydrochlor. wirkt wahr-

scheinlich ebenfalls ein wenig reizend, aber jedenfalls schwach, denn die geschlossenen Öffnungen werden rasch wieder geöffnet. Man erhält mit den schwächsten Reizstofflösungen fast regelmässig Schluss von Mund und After, dies ist indessen Folge mechanischer Reizung durch die Wasserströmung und tritt auch ein, wenn man reines Wasser zuströmen läst. Bei Anwendung von Pikrinsäure und dergl. werden die Öffnungen viel rascher und energischer und auf längere Zeit geschlossen, und das ganze Tier verkürzt sich mehr. Bei Stoffen, welche, wie Chinin, an der Grenze der Wirksamkeit stehen, ist es schwer zu entscheiden, wie viel an der erzielten Reaktion auf chemische Reizung zu schieben ist.

Zusammenfassend kann man sagen, dass der *Ciona* der chemische Sinn bis auf Spuren fehlt.

Aus der Lebensweise, speziell der Art, wie das Tier sich die Nahrung zuführt, ist das Fehlen des chemischen Sinnes leicht zu verstehen: Bei festsitzenden Tieren pflegt häufig nur die Gegend der Mundöffnung, bezw. der Öffnung der Kiemenhöhle, gegen chemische Reize empfindlich zu sein (Muscheln ohne Ortsbewegung, wie *Mya;* ferner *Ciona; Serpula, Protula* u. A.)

Das sehr widerstandsfähige Gewebe des Mantels der *Ciona* bedarf eines Schutzes durch Empfindlichkeit nicht, daher seine geringe Reizbarkeit.

Wohl ausgebildet ist bei *Ciona* die Empfindlichkeit gegen Licht am ganzen Körper.

Da der sog. Mund der *Ascidien* zugleich zur Kiemenhöhle und zum Darmkanal führt, könnte man denken, die eigentliche Eingangsstelle des letzteren, eine Art innerer Mund, besitze vielleicht Schmeckvermögen. Ich liess daher versuchsweise mittelst einer fein zugespitzten Glasröhre in die äussere Mundöffnung Vanillinlösung einfliessen, überzeugte mich jedoch, dass der Erfolg kein anderer war, als wenn ich Wasser einfliessen liess. Ganz vorübergehend schloss sich die Öffnung, um sich sogleich wieder zu öffnen. Etwa eine halbe Minute später beobachtete ich allerdings einmal ziemlich kräftiges Ausstossen von Wasser aus der Mundöffnung; das Vanillin hatte also langsam eingewirkt, vielleicht auf die Kiemen. Schmecken kann man ein so langsames Reagieren nicht nennen.

Echinodermen.

Von Echinodermen verwendete ich zu Versuchen *Asterias (Asteracanthion) rubens*, *A. glacialis*, *Echinaster sepositus*, *Ophioderma* (spec.?) und *Anthedon rosacea*.

Mehrfache Angaben liegen in der Litteratur über Äusserungen des chemischen Sinnes bei Echinodermen vor. So teilt Noll (224) Beobachtungen am Seeigel mit, welche für Schmeckvermögen der Mundfüsschen sprechen.

Romanes and Ewart (267) teilen Experimente an Seesternen mit, welche bestimmt sind, über die Ausbildung des Gesichts- und Geruchssinnes Aufschluss zu geben. [Die *Ocellen* besitzen Gesichtsfunktion, wie sich leicht feststellen lässt, indem diejenigen Tiere, welche der *Ocellen* beraubt waren, nicht mehr auf das Licht reagierten]. „Indem die der *Ocellen* beraubten Tiere in gleicher Weise, wie solche mit denselben, nach vorgehaltener Speise sich bewegten, so folgert Verfasser, dass der Geruchssinn nicht speziell in den *Ocellen* liege, sondern über die ganze untere Fläche des Tieres ausgebreitet sei." (Zool. Jahr. Ber. 1883).

Jourdan macht (pg. 131) die wohl nicht auf eigene Erfahrung gestützte Angabe, man suche bei den Echinodermen vergeblich nach Äusserungen des Geschmackssinnes; dieselben legten vielmehr bei der Auswahl ihrer Nahrungsmittel grosse Gleichgiltigkeit an den Tag, sodass sie ohne Unterschied kleine Weichtiere, allerlei organischen Detritus, selbst Schlamm verschlingen.

Prouho (247) „sucht den Geruchssinn der Seesterne an *Asterias glacialis* folgendermassen nachzuweisen. Es ist längst bekannt, dass wenn man in das Gefäss, welches das Tier umschliesst, im Abstande von etwa 50 cm einen toten oder lebenden Fisch legt, es sofort sich ihm nähert, indem zuerst die Palpen des nächstliegenden Armes sich bewegen und zwar von der Spitze anfangend. Man kann so das Tier durch Verlegen des Köders hin- und herführen. Exstirpation der Augenpunkte ändert hieran nichts. Teilt man das Gefäss durch eine Scheidewand, welche unten eine kleine Lücke hat, in zwei Teile, und bringt in den einen den geblendeten Seestern, in den anderen den Köder, so bewegt sich ersterer mit einem Arm sofort der Öffnung zu, sobald man eine leichte Strömung vom Köder gegen die Scheidewand bewirkt. Vf. hält dadurch den Geruch für festgestellt (ebenso gut könnte man wohl von Geschmack sprechen? Ref.) Sein Sitz ist, wie weitere Versuche zeigen, die Ambulacralröhren hinter den Augenflecken. Durchschneidung eines Ambulacralnerven etwa 2 cm vom Armende bewirkt, dass der beschriebene auf das Ende wirkende Reiz nur auf die Bewegungsapparate des Armendes, nicht auf den Rest des Tieres wirkt." (Citiert aus: Jahresbericht über die Fortschritte der Anat. und Physiol., von L. Hermann und G. Schwalbe Abteil. Physiol. Bd. 19. 1890.)

Prouho macht nun aber noch einige weitere Versuche, die mit den oben erwähnten Schlussfolgerungen von Romanes und Ewart und meinen Ergebnissen nicht so ganz stimmen.

Prouho sagt (pg. 1345). „J'ai coupé les quatre vertèbres extrêmes des cinq bras d'une Astérie, de manière à priver l'animal de toutes ses palpes. Plus d'un mois est aujourd'hui écoulé depuis l'opération, et je n'ai jamais pu obtenir de cette Astérie qui avant d'être opérée s'était montrée très habile à rechercher sa proie, la moindre excitation à l'approche d'un appât mort ou vivant.

J'ai enlevé toutes les palpes d'une Astérie, en respectant les taches oculaires. Ce sujet, qui

dans une expérience d'essai n'avait pas hésité à s'emparer d'un sachet de toile dans lequel était contenu un morceau de poisson, ne manifeste plus d'excitation devant un appât, et lorsqu'on place une proie dans le bac où il vit avec d'autres A. glacialis, il reste seul dans la plus complète immobilité.

Il est donc démontré que le sens de l'odorat n'est pas diffus chez les Etoiles de Mer, et qu'il est localisé dans les tubes ambulacraires inaptes à la locomotion, situées en arrière de la plaque ocellaire."

Prouho gibt leider nur an, dass der Seestern die Beute nicht mehr zu finden wusste, wenn sie entfernt lag, nicht aber, ob es ihm auch unmöglich geworden war, Nahrung, die ihm nahe lag, als solche zu erkennen. Mir scheint, dies ist wieder die Folge der stets irreführenden Trennung von Geruch und Geschmack bei Wassertieren, infolge deren man glaubt, zur Prüfung des Geruchssinnes entfernt liegende Lockspeisen benützen zu müssen. Das was Geruch und Geschmack einzig unterscheidet, der verschiedene Aggregatzustand des Reizstoffes, fällt weg, wenn man Riechvermögen der Wassertiere annimmt, und man ist dann gezwungen, sich an solche Unterschiede, wie „Wahrnehmung auf Distanz", und „Wahrnehmung bei direkter Berührung" anzuklammern, um die Verschiedenheit der Sinne aufrecht zu erhalten. Ob eine Lockspeise $^1/_2$ cm oder $^1/_2$ m vom Tiere entfernt ist, darum ist es doch derselbe Sinn, auf welchen ihre löslichen Bestandteile einwirken.

Von eigenen Versuchen habe ich zunächst einige in Norderney mit *Asterias rubens* angestellte mitzuteilen. Ich hatte von diesen Seesternen eine grosse Anzahl verschiedenster Grösse zur Verfügung. Leider konnte ich sie nie zum Fressen veranlassen, musste mich daher bei diesen Tieren auf die Ermittelung des Grades und der Lokalisation chemischer Reizbarkeit beschränken. Das Ergebnis war folgendes: Auf dem ganzen Körper ist Empfindlichkeit für schwache chemische Reize in ausgeprägter Weise vorhanden, die Tiere reagieren auf diese Reize mit Sicherheit und augenblicklich. Die Empfindlichkeit ist an die einziehbaren und ausstülpbaren füsschenartigen Bildungen der Ober- und Unterseite geknüpft. Eine merklich höhere Empfindlichkeit kommt keiner Körperstelle gegenüber den übrigen Stellen zu.

Wenn ich Chininbisulfat, Kaliumbichromat, Saccharin, in Seewasser gelöst, zufliessen liess, so dass der Seestern getroffen wurde, so wurde derselbe gereizt und abgestossen. Alle drei genannten Stoffe wirkten in gleichem Sinne und gleich stark. Die von dem Tropfen der Lösung direkt getroffenen Ambulacralfüsschen wurden rasch ganz eingezogen, die benachbarten erst unruhig bewegt, dann auch eingezogen.

Überschritt die Reizstärke eine gewisse Grenze, so erfolgten Bewegungen des ganzen Armes. Namentlich die Spitze des Armes bog sich vom Reize weg, nach aufwärts, wenn die Ventralseite unten war. In den meisten Fällen folgte auf die Bewegung des Armes eine ziemlich rasche Rückzugsbewegung des ganzen Tieres, deren Richtung immer die möglichst zweckmässige war, um den Arm dem Reize zu entziehen. Wurden zwei Arme gleichzeitig gereizt, so floh der Seestern in der aus den beiden Einzelbewegungen resultierenden Richtung, also ebenfalls in zweckmässiger Weise. Die Spitze jedes Armes hat also hierin die Eigenschaft, wie der Kopf eines Wurmes (s. o.).

Ausser der Rückzugsbewegung besitzen die Seesterne wie manche Zoophyten und Mollusken noch ein weiteres Schutzmittel gegen unangenehme Hautreize, nämlich die Verkleinerung des Volumens und damit auch der Oberfläche des gereizten Teiles. Wenn man nämlich auf einen Arm eines Seesternes eine etwas grössere Menge ($^1/_2$ cbcm) Saccharinlösung fliessen lässt, so dass gleichzeitig eine grössere Fläche gereizt wird, so verkleinert sich dieser Arm in wenigen Sekunden auf $^1/_2$ bis $^1/_3$ seines

bisherigen Volumens. Dabei ändert sich seine Färbung etwas, sie wird durch Zusammenrücken der Pigmentflecken dunkler. Die Kontraktion hält ziemlich lange an, etwa $^1/_2$ Stunde. Die infolge der Reizung eingezogenen Ambulacralfüsschen kommen indessen schon nach wenigen Minuten wieder zum Vorschein.

Bei einem Seestern, dessen einer Arm nahe der Basis eine Verletzung hatte, sah ich, wie dieser Arm sich innerhalb einer Minute vom Körper ablöste, als ich einige Körnchen Saccharin auf den Arm gestreut hatte und diese sich nun lösten; dabei zog sich der ganze Arm heftig zusammen. Später reagierten beide Einzelteile für sich beinahe unverändert.

Von den Reizerfolgen bei Anwendung von Saccharin, Chinin etc. verschieden ist die Wirkung einer Rohrzucker-Seewasserlösung. Man bemerkt unter ihrem Einflusse deutlich Unruhe aller beweglichen Teile. Die zu grunde liegende Empfindung muss aber keine unangenehme sein, denn die Füsschen werden nicht eingezogen; auch erfolgt nie Flucht vor Zucker. Ich bemerke ausdrücklich, dass nicht nur die sog. Tastfüsschen ohne Saugscheibe, sondern auch die Saugfüsschen auf Zucker reagierten.

Dass Seesterne dem Zucker nachgingen, habe ich nicht bemerkt. Übrigens waren die Versuchsverhältnisse ungünstige.

Mit *Echinaster sepositus* und *Asterias glacialis* experimentierte ich in Neapel in der zoologischen Station. Wegen der besseren Hilfsmittel liessen sich hier die Versuche mehrfach variieren.

Die chemische Reizbarkeit bei *Echinaster* ist eine sehr grosse und weitverbreitete. Das empfindlichste Gebilde ist an jedem Arme die Gruppe der sog. Tastfüsschen ohne Saugscheibe, welche den terminalen Fühler und das lichtempfindende Organ umgeben. Dieselben reagieren auf kleine Mengen des schwächsten verwendeten Reizmittels, Naphthalin-Seewasser, stark und deutlich durch Rückzug. Die Rückenanhänge (Hautkiemen) folgen in zweiter Linie, sodann die Saugfüsschen, welche übrigens nur dann auf Naphthalin deutlich reagieren, wenn sie nicht angeheftet sind. Auf Vanillin und Cumarin reagieren alle Teile stärker als auf das äusserst wenig lösliche Naphthalin, auch die angehefteten Ambulacralfüsschen verlassen ihren Anhaltspunkt und werden eingezogen. Eine Steigerung der Empfindlichkeit bei den nach dem Munde zu gelegenen Füsschen konnte ich nicht bemerken.

Beobachtungen an mehreren grossen Exemplaren von *Asterias glacialis* haben mich überzeugt, dass in der That auch die Saugfüsschen Schmeckvermögen besitzen, was schon die Versuche an der verwandten Form aus der Nordsee wahrscheinlich gemacht hatten. Ich kann also Prouho nicht zustimmen, wenn er sagt, der chemische Sinn (er spricht nur von Geruchssinn) sei auf die Tastfüsschen beschränkt. Seine oben citierten Versuche beweisen auch in meinen Augen nicht einmal, dass das „Schmecken in die Ferne“ an jene Organe gebunden sei. Dadurch, dass den Tieren die sensitiven „Tastfüsschen“ abgeschnitten waren, wurden sie eines wichtigen Orientierungsmittels an der exponiertesten Körperstelle beraubt und es wurde dadurch begreiflicherweise eine Unsicherheit erzeugt, welche die Neigung zu spontanen Ortsveränderungen beträchtlich vermindern musste. Die Thatsache, dass die auf diese Weise verstümmelten Seesterne der Lockspeise nicht mehr nachgingen, ist für sich allein kein Beweis dafür, dass sie nun dieselbe gar nicht mehr wahrgenommen hätten. Namentlich dann ist dieser Beweis ungenügend, wenn andere Versuche, wie jetzt die meinigen, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit dafür beigebracht haben, dass auch die übrigen Ambulacralfüsschen zum Schmeckvermögen mithelfen. Dass die „Tastfüsschen“ (welche jetzt wohl einen anderen Namen verdienten, etwa die indifferentere Bezeichnung „Fühlfüsschen“) für die chemische Sinnesthätigkeit mehr in Frage kommen, als die Saugfüsschen, ist eo ipso sehr wahrscheinlich, ebenso dass der Grad der Empfindlichkeit bei jenen höher ist als bei diesen (letzteres liess sich sogar direkt nachweisen, s. o.). Dass

sie aber die einzigen Organe des chemischen Sinnes oder überhaupt irgend eines Sinnes sein sollten, ist offenbar nicht richtig.

Nur selten gelang es mir, *Asterias glacialis* zum Fressen unter meinen Augen zu bringen. Wenn man jedoch auf die Seite eines Armes entweder ein Stückchen Fischfleisch oder ein Fliesspapierbällchen legt, ist das Verhalten in beiden Fällen ein so verschiedenes, dass man an dem Schmeckvermögen der berührenden und betastenden Füsschen nicht zweifeln kann. Das Benehmen der Tiere ist sehr schwer anschaulich zu schildern. Ich kann nur sagen, dass man sofort den Eindruck bekommt, als ob die Tiere das Fleisch und das Papierbällchen mit Sicherheit unterscheiden und in letzterem ein wertloses Surrogat erkennen. Freilich könnte dabei auch ein sehr feiner Tastsinn die Unterscheidung ermöglichen. Da aber die Erfahrung mich gelehrt hat, dass andere Tiere, mit welchen ich experimentierte, nie lockeres Fleisch von einem solchen weichen Cellulosehäufchen durch den Tastsinn allein unterscheiden können, möchte ich dies auch bei den Seesternen kaum für möglich halten. Viel wahrscheinlicher ist es, dass hierbei der chemische Sinn mit in Thätigkeit tritt. Gegen das Papierbällchen zeigt das Tier entweder völlige Gleichgiltigkeit, oder es wird als mechanisch reizender Körper mittelst der Füsschen rasch bei Seite geschoben. Das Fleischstückchen dagegen mit seinen löslichen Extraktivstoffen nimmt die Aufmerksamkeit des Tieres entschieden mehr in Anspruch; die Füsschen betasten lange und ausführlich das Fleisch, einmal schiebt sich der Arm über dasselbe her, das Stückchen wird nach dem Munde zu bewegt, dann wieder losgelassen; ein andermal wird das Fleisch zwischen zwei Arme eingeschlossen, die vorher weit auseinander standen, u. s. f. Mit Fliesspapierbällchen geschieht das nie.

Um den Einwand zu entkräften, den man möglicherweise machen könnte, die schmeckbaren Substanzen könnten auch zu den Fühlfüsschen hin diffundiert sein, und so die Unterscheidung durch den Geschmack doch in diesen Organen vor sich gegangen sein, kann ich anführen, dass an dem Ausfalle dieser Versuche nichts geändert wurde, wenn die Endglieder der Arme, also die Träger der Fühlfüsschen, an sämtlichen Armen abgeschnitten waren.

Auch der folgende Versuch spricht meiner Ansicht nach entschieden für Schmeckvermögen der Saugfüsschen in der Nähe des Mundes. Ein ganz grosser Seestern, dessen Arme je 12 cm lang waren, befand sich nahe der Wasseroberfläche in langgestreckter Stellung. Ich legte ihm jetzt ein Stück von einem Hinterleibe eines *Pagurus* zwischen die obersten beiden Arme. Ohne weiteres wurde dasselbe sofort ergriffen und in den Mund gezogen. Mit geschmacklosen Papierbällchen wird nie so verfahren, wie ich mich durch wiederholte Versuche überzeugte. Auch bei diesem Versuche ist nicht daran zu denken, dass der Geschmacksreiz bis zu den Armenden gedrungen sein sollte.

Von Schlangen- und Haarsternen verwendete ich einige junge Exemplare von *Ophioderma* und einige ausgewachsene von *Antedon rosacea (Comatula mediterranea)*. Beide reagieren mit viel lebhafteren und rascheren Bewegungen als die *Asteriden*. Bei den *Ophiodermen* konnte ich ihrer Kleinheit wegen die Empfindlichkeit nicht näher lokalisieren. Bei *Antedon* zeigten alle Stellen des Körpers ziemlich die gleiche, übrigens recht hohe Empfindlichkeit. Auf Zucker erhielt ich keine Reaktion.

Von H o l o t h u r i e n habe ich mit einigen Cucumarien neuerdings experimentiert. Diese überaus trägen Tiere zeigten jedoch vollkommene Gleichgiltigkeit gegen alle von mir angewandten süssen und bitteren Reizstoffe.

Anatomische Untersuchungen an Echinodermen habe ich nicht gemacht. Wir haben ausführliche Nachricht über die Sinnesepithelien dieser Tiere besonders durch Hamann's umfangreiche Arbeit. Hamann gibt von den Seesternen an, dass bei den Fühlfüsschen (Tastfüsschen) die Nervenschicht beträchtlich stärker entwickelt ist als in den Saugfüsschen. Sie enthalten deutliche Sinneszellen. Diese fehlen jedoch auch den Saugfüsschen nicht. Eigentliche Knospen, wie sie bei Seeigeln sich finden, besitzen die Seesterne, wie es scheint, nicht.

Eine anatomische Unterscheidung von Organen des mechanischen und des chemischen Sinnes giebt es nach dem Gesagten bei Seesternen offenbar nicht. Vielmehr scheinen die Hautsinneszellen Wechselsinnesorgane beider Sinne zu sein. Nur für den Gesichtssinn hat sich ein besonderes Organ abgegliedert.

Zoophyten.

Bezüglich meiner Resultate über den chemischen Sinn der Zoophyten verweise ich auf meine beiden früheren Publikationen, welchen ich neue Untersuchungen nicht hinzuzufügen habe.[1]) Da für die uns hier interessierenden Fragen allgemeiner Natur gerade die Vertreter dieser Tierklasse, welche mir zu Versuchen dienten, besonders wertvoll sind, will ich kurz einige Sätze anführen, welche ich jenen beiden Aufsätzen entnehme und die die Hauptresultate bezüglich der chemischen Sinne enthalten. Wegen der Einzelheiten verweise ich auf die Originalabhandlungen.

Die Existenz eines Geschmackssinnes bei **Actinien** und die wirkliche Verwertung dieses Sinnes durch die Tiere beweisen folgende Versuche (217).

„Versuch 1. Ein kleines Stückchen Sardinenfleisch wird mit der Pinzette vorsichtig dem Tentakelkranze bis zur Berührung genähert. Die berührten Tentakel heften sich am Fleische sofort an und ziehen heftig daran; durch die Annäherung kommen dann noch mehr Tentakel mit dem Fleisch in Berührung und heften sich ebenfalls an. So ist in wenigen Sekunden das ganze Stück Fleisch von den Fangarmen umschlossen und wird verschlungen.

Versuch 2. Aus reinem Filtrierpapier wird ein kleines Bällchen geformt, welches, in Seewasser eingeweicht, eine ähnliche Konsistenz besitzt, wie das Fischfleisch. Es wird den Actinien in derselben Weise gereicht, wird aber von den Tentakeln nicht ergriffen; entweder reagieren dieselben auf die Berührung gar nicht, oder die berührten Tentakel betasten langsam das Papierbällchen.

Versuch 3. Ein Stück Sardinenfleisch wird in Seewasser ausgewässert, und dabei durch Drücken die löslichen Bestandteile nach Möglichkeit entfernt. Nun wird es der Actinie gereicht, diese ergreift es auch meistens, jedoch langsam, träge, entfernt nicht mit der Energie, die sie frischem Fleische gegenüber zeigt.

Versuch 4. Ein Papierbällchen der beschriebenen Art wird in dem Saft, welcher sich aus Fischfleisch auspressen lässt, eingeweicht, und nun der Actinie gereicht. Diese ergreift es mit derselben Sicherheit und Energie wie ein frisches Fleischstück, lässt es freilich oft nach einiger Zeit fallen, ohne es zu verschlingen.

Versuch 5. Zuckergetränktes Filtrierpapier wirkt wie das mit Fleischsaft getränkte, nur schwächer.

Versuch 6. War das Papier mit Seewasserlösung von Chininhydrochlorat getränkt, so wurde es nicht ergriffen, vielmehr ziehen sich die Tentakel von demselben zurück.

Versuch 7. Die Tentakel werden eingezogen, wenn schwache Chininlösung aus einer Pipette in ihre Nähe strömt; Seewasser wirkt nicht so, Fleischsaft bewirkt unruhiges Hin- und Herbewegen (Suchen) der Tentakel.

Versuch 8. Chinin, Cumarin, Vanillin, Pikrinsäure in Seewasser gelöst, sind, auf die Aussenfläche von Adamsia einwirkend, ohne sichtbare Reizwirkung. Ebenso unempfindlich ist der obere

[1]) Die Resultate neuerer Versuche, welche vorzugsweise die allgemeine Sinnesphysiologie und die Physiologie des mechanischen Sinnes der Coelenteraten betreffen, sind in einer gegenwärtig im Drucke befindlichen Abhandlung („Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten") in Pflüger's Arch f. d. ges. Physiologie Bd. 57, veröffentlicht.

Teil der Haut, zwischen Tentakelkranz und Mundrand, und letzterer selbst. Sowie aber einer der genannten Stoffe die Tentakel trifft, werden dieselben heftig zurück- und zusammengezogen.

Versuch 9. Wenn eine grosse Adamsia sich weit entfaltet hat, kann man ein Fleischstück auf oder neben den Mund legen, ohne dass sie davon Notiz nimmt. Erst wenn die Tentakel das Fleisch berühren, oder der Saft zu ihnen hin diffundiert, wird das Fleisch ergriffen. Der Geschmackssinn hat somit seinen Sitz allein in den Tentakeln.

Versuch 10. Prüft man die Wärmeempfindlichkeit der Actinien, indem man Seewasser von etwa 30° ihren Körper treffen lässt, so findet man dieselben Teile wärmeempfindlich, welche Schmeckvermögen besitzen, nämlich allein die Tentakel.

Die Lokalisation des Tastsinnes scheint dieselbe zu sein, wie die des Wärmesinnes und Geschmackes, ist indessen etwas weniger sicher zu prüfen. Die Tentakel sind also Organe aller dieser drei Sinne, sie dienen ihnen gleichzeitig oder wechselsweise, sind also Wechselsinnesorgane . . ."

Carmarina hastata (220 pg. 187).

„Auf der ganzen Fläche des Schirmes, einschliesslich des Randes, ferner am ganzen Magenstiele samt dessen Mündungsstellen bleiben sämtliche verwendeten chemischen Reize erfolglos."

„Reizbar sind allein die sechs langen hohlen Randfäden." Schwache Reizstoffe, wie Chinin, erzeugen an der getroffenen Stelle des Randfadens eine lokale Verdickung, auf welche noch nach einigen Sekunden eine Allgemeinreaktion folgt. „Dieselbe wird eingeleitet durch plötzliches und fast gleichzeitiges Aufschnellen aller sechs Fäden, welche dabei korkzieherähnliche Formen annehmen." „An diese Zuckung schliesst sich nun fast immer energisches Spiel des Schirmes an . . ."

Beroë ovata (220 pg. 186).

„1) Die ganze Haut der Beroë ist empfindlich für gewisse chemische Reize, welche keine Ätzwirkung auf das Epithel ausüben, und keine sichtbare Veränderung in der Haut zurücklassen.

2) Eine sehr starke Steigerung dieser Empfindlichkeit beobachtet man an dem bandförmigen Sinnesorgane etwas innerhalb des Mundrandes."

„4) Die Polplatten werden mit Unrecht als Geruchsorgane bezeichnet, sie dienen weder dem Geruchssinne, noch überhaupt dem chemischen Sinne als Organ."

„7) . . . . . Der „„Sinnespol"" ist der in Beziehung auf Sinnesthätigkeiten am spärlichsten ausgestattete Teil." Nur der mechanische Sinn ist hier fein entwickelt.

(pg. 187) „8) Künstliche Teilung einer Beroë liefert Segmente, deren jedes bedeutend erregbarer ist, als das Ganze. Nicht nur die Schnittränder, sonder auch die vom Schnitt nicht direkt betroffenen Stellen nehmen an Erregbarkeit zu."

(pg. 176.) „Die Innenwand des Magens ist für die von mir angewendeten Reize unempfindlich."

Hydra viridis.

Bei unserem einheimischen Vertreter der Polypen, der *Hydra viridis*, habe ich vergeblich nach sicheren Äusserungen von Schmeckvermögen gesucht. Gegen schwache chemische Reize (Bitterstoffe) ist dies Tier auffallend unempfindlich, im Gegensatze zu seiner grossen Empfindlichkeit für den leisesten mechanischen Reiz (bes. Erschütterung). Es bedarf schon ziemlich eingreifender Agentien, um bemerkbare Reaktionen zu erzielen (z. B. verdünnte Essigsäure). Sehr leicht täuschen übrigens die oft spontan oder bei geringer Erschütterung eintretenden Kontraktionen des ganzen Körpers chemische Reizbarkeit vor, wenn sie gerade während eines Versuches mit chemischer Reizung eintreten.

Diese Unempfindlichkeit gegen Bitterstoffe spricht sich auch in einem von Zoja gemachten Versuche aus, über welchen genannter Forscher, wie folgt, berichtet:

(pg. 77): Provai à lasciare alcuni piccoli annellidi in una soluzione concentrata di genziana per 24 ore, pensando ne prendessero il sapore. Parte di essi morirono, parte no: tanto gli uni che gli altri furono senza difficoltà mangiati da individui di Hydra grisea. Bisognerebbe sapere quale differenza può passare fra la sensazione gustatoria (ammesso che vi sia), che desta in essi genziana, e quella che vi desta la loro preda abituale. Nel caso esistessero nell' Hydra delle sensazioni gustatorie, la loro sarebbe evidentemente nell'entoderma.

Il Chatin . . . . dice che vi sono sensazioni olfattorie negli acalefi. Non v'è alcun dato per cui si possa ritenere che esistano anche nell'Hydra.

An dieser Stelle könnte ein Kapitel über den chemischen Sinn der Protozoen seinen Platz finden. Da ich indessen den vortrefflichen Besprechungen, welche dieser Gegenstand in den Werken von M. Verworn (Psychophysiologische Protistenstudien) und O. Hertwig neuerdings gefunden hat, nichts neues hinzuzufügen habe, begnüge ich mich mit den Bemerkungen, welche ich oben in dem über das Universalsinnesorgan handelnden Abschnitt gemacht habe, und welche das für die uns hier interessierenden Fragen wichtige herausgreifen.

Versuche an Fischen und Amphibien.

Den Hauptgegenstand meiner Arbeit bilden zwar die „niederen Tiere“; aus verschiedenen Gründen war indessen eine Mitberücksichtigung der Fische und Amphibien wünschenswert. Vor allem war sie deshalb geradezu notwendig, weil die theoretischen Fragen, welche sich aus meinen Versuchsreihen ergeben hatten, ohne Bezugnahme auf die Wirbeltiere nicht als erledigt betrachtet werden durften, noch konnten. Im allgemeinen Teile dieser Arbeit musste ich daher schon wiederholt auf die Fische zu sprechen kommen. An dieser Stelle sollen jetzt nur noch einige Versuche mitgeteilt werden, welche ich an Fischen und Amphibien anstellte. Sie sind weniger für die Frage der Funktion der Fischnase von Wert, als für die Entscheidung, ob und wieweit den Fischen äusseres Schmeckvermögen zukommt.

Die Fische, mit welchen ich experimentierte, gehörten teils unserer Süsswasserfauna an, teils waren es Bewohner des mittelländischen Meeres bei Neapel. Von ersteren hatte ich zur Verfügung:

Anguilla anguilla (alt und ganz jung), *Cyprinus carpio*, *Barbus fluviatilis*, *Leuciscus cephalus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Gobius fluviatilis*, *Silurus glanis* (ein junges Exemplar), *Cobitis fossilis*.

Von Meerfischen hatte ich die Haie *Pristiurus*, *Scyllium catulus* und *canicula* in verschiedenen Grössen, ferner *Syngnathus acus*, *Uranoscopus scaber*, *Lophius piscatorius* zur Verfügung.

Während in Beziehung auf Schmeckvermögen der Haut alle Süsswasserfische sich durchaus gleich verhielten, wichen die von mir untersuchten Seefische in dieser Beziehung zum Teil merklich ab. Den Süsswasserfischen fehlt nach meinen Beobachtungen Schmeckvermögen der äusseren Haut vollständig, genauer: an keinem Teile ausser dem Kopfe findet sich Schmeckvermögen.

Die Haut der genannten Süsswasserfische kann man mit bitteren, sauren, süssen, salzigen Lösungen umspülen, ohne damit den Fisch im geringsten in Erregung zu versetzen. Besonders häufig habe ich diese Versuche mit dem intensivsten Bitterstoffe, dem Chininbisulfat, angestellt. Bei grossen trägen Fischen wie *Barbus* ist es leicht, eine grössere Stelle der Haut, etwa die Gegend der Seitenlinie mit der Lösung dieses Stoffes zu bespülen, es erfolgt trotzdem keine Reaktion. Selbst die glatte Haut des Welses zeigt diese Unempfindlichkeit in überraschender Weise. Beim Aale glaubte ich einigemale unsichere schwache Reaktion wahrgenommen zu haben, indem das Tier während des Versuches wegschwamm. Nicht nur diese trägen, ruhigen Fische, sondern auch die lebhaftesten sind ganz gleichgiltig gegen Berührung ihrer Haut mit Chininlösung. Ganz charakteristisch ist hiefür eine Reihe von Versuchen, die ich am Stichling *(Gasterosteus aculeatus)* vornahm. Wenn dieser eine Zeitlang regungslos im Wasser schwebte, konnte ich die Mitte oder das Hinterende seines Körpers ganz in eine Wolke des intensiv blau fluoreszierenden Chininbisulfats einhüllen, welches eben infolge dieser Eigenschaft seine Verbreitung im Wasser leicht beobachten lässt). Dass der Fisch hiergegen gleichgiltig war, konnte nun noch darauf beruhen, dass zufällig gerade bittere Stoffe ihn nicht unangenehm berührten. Man brauchte aber nur zu sehen, mit welchem „Entsetzen“ der Stichling schnappte und heftig atmete, um dann wild durch's Wasser zu fahren, wenn die kleinste Spur jener Flüssigkeit die

Gegend seines Mundes berührte, um zu erkennen, dass er zuvor den Geschmack des Chinins nicht wahrgenommen haben konnte. Die drei Exemplare, mit welchen ich experimentierte, verhielten sich gleich.

Ich sprach eben von der „Gegend des Mundes“ und nicht einfach vom Munde, weil ich nicht sicher bin, ob nicht vielleicht das Entscheidende die Berührung der Nase mit dem Reizstoffe war. Mit grosser Wahrscheinlichkeit kann ich allerdings sagen, dass der Ort, an welchem dieses empfindliche Schmeckvermögen sein Organ hat, jedenfalls nicht allein die Nase ist. Hiefür spricht mir die Beobachtung eines grossen *Barbus*, dem ich beide Tractus olfactorii durchschnitten hatte, und welcher am Vorderkopf noch ganz genau so empfindlich war, wie vor der Operation.

Die später gemachte Sektion bestätigte die vollständige Durchtrennung der beiden Tractus und die eingetretene Degeneration der peripheren Stücke. Nahrung hatte die Barbe nach der Zerstörung ihres „Riechorganes“ aufgenommen, war also in der Erkennung derselben nicht behindert.

Die Reaktion, welche eintrat, wenn eine schwache Lösung eines bitteren, sauren oder salzigen Stoffes die Mundgegend eines der oben genannten Fische (mit Ausnahme von *Silurus*) traf, war stets die gleiche und recht bemerkenswert. Was am meisten in die Augen fiel, war die sofort eintretende Beschleunigung und Vertiefung der Atmung· Dieselbe machte den Eindruck des Unruhigen, und konnte häufig als Schnappen bezeichnet werden. Lebhafte Fische pflegen sich dabei sogleich zu entfernen, ruhige, besonders solche, welche am Boden liegen, wie *Cobitis* und *Gobius*, lassen die Erfolge der Reizung noch weiterhin beobachten.

Am ganzen Körper dieser Tiere macht sich eine deutliche Unruhe bemerklich, der Fisch schnappt immer lebhafter und entfernt sich schliesslich mehr oder weniger rasch. Man könnte daran denken, das eben beschriebene Verhalten in Parallele zu setzen zu dem Benehmen eines durch Lungen atmenden Tieres, welches man ein irrespirables Gas einatmen lässt, wobei also eine unangenehme Empfindung ohne Vermittelung des Geruchssinnes zustande kommt. Die folgende Beobachtung spricht jedoch gegen die Richtigkeit dieses Vergleiches: Es giebt Substanzen, welche die Fische chemisch erregen, ohne ihnen unangenehm zu sein. Dies gilt von Zuckerlösung, besonders aber von Fleischsaft. Wenn diese Flüssigkeiten ins Wasser nahe dem Kopfe des Fisches gelangen, beobachtet man deutliche Reaktionen; die Anfangserscheinungen sind dieselben wie bei Reizung mit bitteren Stoffen, der Fisch (besonders deutlich *Cobitis* und *Gobius*) atmet stärker und rascher, wird unruhig, hebt den Kopf in die Höhe und beginnt jetzt umherzuschwimmen. Dies geschieht jedoch in durchaus anderer Weise als bei Einwirkung bitterer etc. Stoffe. Schon das Heben des Kopfes macht den Eindruck gespannter Aufmerksamkeit, die Atmung wird nicht schnappend wie im obigen Falle, sondern nur unruhig erregt, und das Umherschwimmen geschieht in anderer Weise, als wenn etwa Chinin den Fisch aus seiner Ruhe aufgejagt hat. Während im letzteren Falle der Fisch dem Reize zu entgehen sucht, durch Schnappen seinen Mund reinigt und oft durch rasche Bewegungen des ganzen Körpers sein Unbehagen zu erkennen gibt, bekommt man bei dem durch Fleischsaft erregten Fische den Eindruck, dass er etwas sucht. Er streicht mit der Schnauze langsam über den Boden hin, unruhig bald in diese, bald in jene Ecke hineinschnüffelnd, immer mit erregter, beschleunigter Atmung, bis er sich nach längerem Suchen überzeugt hat, dass die durch den Geschmacksreiz ihm vorgetäuschte Nahrung in Wahrheit nicht vorhanden ist.

Dies Verhalten beruht zweifellos auf Erregung des chemischen Sinnes, und ich nehme keinen Anstand, die Reaktion auf Chinin u. dergl. auf Erregung derselben Organe zurückzuführen, wobei nur die Qualität der Geschmacksempfindung eine andere ist.

Bemerkenswert ist es, dass auch bei Fischen der Geschmack des Zuckers eine ähnliche Wirkung übt, wie derjenige des Fleischsaftes.

Wenn ich Zucker oder Fleischsaft unter den nötigen Vorsichtsmassregeln auf den übrigen Körper, Gegend der Seitenlinie u. s. w., einwirken liess, blieb das Tier stets ruhig, die Atmung veränderte sich nicht und der Fisch erhielt offenbar gar keine Kenntnis von der Gegenwart des schmeckbaren Stoffes. Auch wenn ein Stück Fleisch oder Brot vorsichtig unter Wasser der Seitenlinie von *Cobitis* oder *Gobius* bis beinahe zur Berührung genähert wurde, bemerkten meine Versuchstiere niemals die Gegenwart der Speise. Wenn dieselbe dagegen ins Wasser geworfen wird, und nun, im Wasser untersinkend, nahe der Seite des Fisches niederfällt, wird sie häufig von demselben bemerkt und verschlungen. Offenbar ist bei dieser Wahrnehmung ausschliesslich der Gesichtssinn und der mechanische Sinn wirksam, nicht der Geschmack.

Dass Karpfen und Schuppfisch im Inneren ihres Mundes Schmeckvermögen besitzen, von dieser Fähigkeit aber wenig Gebrauch machen, zeigen die folgenden Beobachtungen. Sie ziehen, wenn sie hungrig und beutegierig sind, alles mögliche mittelst des Atemwasserstromes in den Mund hinein, um es sogleich wieder auszuwerfen, z. B. Steine, ihnen vorgeworfene Filtrierpapierbällchen etc. Sie prüfen also gar nicht durch den Geschmack, ehe sie die Stoffe in den Mund nehmen. War aber ein solches Papierbällchen mit Chlornatriumlösung getränkt, so wurde es zwar auch eingezogen, aber rascher wieder ausgestossen, als wenn die Salzlösung fehlte. War ein Karpfen durch Darreichung mehrerer Fleischstücke besonders gierig gemacht, so verschluckte er auch wohl einmal solche salzgetränkte Bissen. Stellen im Wasser, an welchen aus den Papierbällchen Salzlösung in etwas beträchtlicherer Menge ins Wasser diffundiert war, wurden von den Schuppfischen sichtlich gemieden. Im allgemeinen aber lassen sich alle diese Fische viel mehr durch's Gesicht leiten, als durch den Geschmack, sie schnappen nach dem, was man ihnen vorwirft, lange ehe sie durch den Geschmackssinn über die Natur des vorgeworfenen Gegenstandes unterrichtet sein können. Von den Goldfischen ist es bekannt, dass sie die Speise durch den Gesichtssinn finden.

Auffallend ist es, wie spät oft noch Bissen ausgeworfen werden können. Hatte ein Schuppfisch Fleisch gefressen, und schnappte mehrere Minuten darauf nach salzigem Papier, so spie er die Fleischstücke noch mit demselben heraus.

Von den untersuchten Seefischen steht *Uranoscopus scaber* den Süsswasserfischen darin gleich, dass ihm Schmeckvermögen der Haut völlig abgeht. Die Empfindlichkeit der Mundgegend ist dagegen sehr hochgradig; auf Reizung durch Chinin etc. reagiert der Fisch zunächst durch plötzliches Vorschnellen der Zunge, worauf gewöhnlich Allgemeinreaktion folgt.

Syngnathus acus ist wie *Uranoscopus* an seiner Haut sehr unempfindlich. Nur einigemale schien es mir, als ob Chinin auch am Rumpfe etwas reizte. Ich muss bemerken, dass die zwei zu den Versuchen verwendeten Exemplare sehr gross (25 cm) waren, und daher vielleicht träger reagierten, als es junge Tiere gethan hätten. Wegen ihrer Grösse ermöglichten sie jedoch einen Versuch, der bei keinem anderen Fische so gut möglich ist, nämlich die getrennte Reizung von Nase und Mund, welche beide Teile hier weit von einander abstehen. Die Reaktion bei Reizung am Munde ergab sich stets als die bei weitem heftigere, ja ich halte es für möglich, dass die Reaktion, welche bei Reizung der Nasengegend zustande kam, immer auf Diffusion des Reizstoffes (Chinin, Cumarin, Vanillin) bis

zum Munde beruhte. Sie war stets schwach und unsicher. Die Reaktion bestand bei Reizung am Munde wie an der Nase in lebhaftem Atmen, Bewegung des Kopfes, zuweilen in Flucht.

Sehr verschieden von dem Verhalten der beiden genannten Fische ist dasjenige von *Lophius piscatorius*; bei diesem Fische, von welchem mir ein ausgewachsenes Exemplar zu den Versuchen diente, ist die Haut schon gegen schwache Reize in hohem Grade empfindlich. Die ganze Haut scheint ziemlich denselben Empfindlichkeitsgrad zu besitzen, eine Steigerung an besonderen Stellen (Nase) bemerkte ich nicht. Bemerkenswert ist, dass hier wie bei den Haien auch die Haut der Flossen keine Ausnahme macht. Die Schwanzflosse wird lebhaft bewegt, sowie ein Tropfen Cumarin-, Vanillin-, Chininlösung, oder sonst irgend einer der öfters genannten Reizstoffe sie berührt.

Haifische.

Am ausführlichsten experimentierte ich mit Haifischen, und zwar besonders mit jüngeren Tieren der Gattung *Scyllium* (*catulus* und *canicula*).

Da diese Tiere am Tage einen sehr trägen und stumpfsinnigen Eindruck machen, ist es um so überraschender, wenn man sieht, wie empfindlich die ausserordentlich derbe, mit Zähnen besetzte Haut dieser Tiere selbst gegen die schwächsten chemischen Reizungen ist. Ganz absehen will ich hier von der Wirkung von sauer schmeckenden Substanzen, und von solchen, welche neben dem Geschmack auch noch ätzende Eigenschaften haben. Auffallend ist aber die starke Reizung, welche durch Cumarin und Vanillin bewirkt wird. Vanillin erzeugt, wie erwähnt, auf der menschlichen Zunge gar keine Empfindung, selbst wenn man eine möglichst starke Lösung in Wasser anwendet. Bei einem einzelnen Reizversuche am Hai mochte nach ungefährer Schätzung kaum 0,0001 g Vanillin zur Anwendung kommen, und von der Lösung dieser geringen Menge berührte nur ein kleiner Bruchteil wirklich die Haut des Haies! Trotzdem giebt es keine Stelle am Körper der Katzen- und Hundshaie, an welcher nicht die Berührung mit der Vanillinlösung sofort empfunden worden wäre. Und zwar musste die Empfindung eine recht starke sein, denn in vielen Fällen begnügte der Hai sich nicht mit Bewegung der Flossen, des Schwanzes oder Kopfes, sondern schwamm von der Stelle, wo er geruht hatte, weg.

Wurde nur die Schwanzflosse bespült, so erfolgten ein paar unruhige Bewegungen mit derselben; floss eine schwache Lösung eines der genannten Stoffe in die Gegend von Mund und Nase, so trat auch beim Haie dieselbe Reaktion wie bei Süsswasserfischen ein, d. h. die Atmung wurde beschleunigt und vertieft, dabei der Kopf etwas erhoben, und nach einigen Sekunden schwamm der Fisch weg.

War die verwendete Lösung stärker, so schnappt der Hai mehrmals heftig, und schwimmt rasch fort, wobei er wiederholt den Kopf wie im Unwillen schüttelt.

(218 pg. 775,) „Chininbisulfat, Chininhydrochlorat und Strychninnitrat wirken ziemlich in derselben Weise, nur sehr viel schwächer; sicher ist die Reaktion hier nur in der Nähe des Mundes. Dagegen ist die Reizwirkung des mit einem Tröpfchen Kreosot geschüttelten Seewassers wieder eine sehr ausgesprochene, während Seewasser, in derselben Weise mit Rosmarinöl behandelt, ganz ohne Wirkung ist; und dieses Rosmarinwasser ist es nun gerade, welches von allen den bisher genannten Lösungen auf der menschlichen Zunge und den Schleimhäuten weitaus den stärksten Eindruck hervorbringt.

Die Thatsache, dass gerade so ausgesprochene Riechstoffe wie Vanillin, Cumarin, Naphthalin und Kreosot die Haifischhaut mit ihren Nerven so stark erregen, legt den Gedanken nahe, dass man es hier mit einem Organe speziell für das Riechen im Wasser zu thun habe. Der Versuch

mit dem Rosmarinwasser zeigt aber sofort die ungenügende Begründung dieser Annahme. Was man aus den Versuchen erschliessen darf, ist zunächst nur, dass die Hautsinnesorgane der Haifische selbst schwächsten chemischen Reizen sehr zugänglich sind. Daraus folgt jedoch noch nicht, dass unter den natürlichen Lebensbedingungen des Tieres jemals jene Organe chemische Sinnesthätigkeit vermitteln, mit anderen Worten als Geschmacksorgane gebraucht werden."

Dieser meiner früheren Mitteilung habe ich jetzt einige Beobachtungen über das Verhalten der Haie gegen ihre Nahrung hinzuzufügen.

Es wird vielfach angegeben, dass Haifische, und zwar die grossen Arten des Oceans, eine sehr feine Witterung für ins Wasser geworfene Leichen, Fleischstücke und dergl. besitzen sollen.

Auf der anderen Seite ist es bekannt, dass diese Haie, wohl hauptsächlich den Gattungen *Carcharias* und *Selache* angehörig, wenn sie durch einige ihnen zugeworfene Fleischstücke gierig gemacht sind, wahllos alles verschlucken, was ihnen vorgeworfen wird, selbst ungeniessbare Materialien wie Wergbündel etc. Diese Thatsache wird zum Angeln der Haifische zuweilen verwendet. Sie beweist, dass diese Haiarten zum Ergreifen der Nahrung vorzugsweise durch's Gesicht veranlasst werden, und den chemischen Sinn dabei nicht oder wenigstens nicht viel verwenden, denn sonst müsste derselbe ihnen die Ungeniessbarkeit jener Stoffe verraten. Man kann daher mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten, dass die Fähigkeit des Schmeckens bei diesen Fischen wenig entwickelt ist, da sie von derselben nicht viel Gebrauch machen. Die Angabe, dass Haie weither Beute zu wittern vermögen, ist keineswegs erwiesen. Bekanntermassen folgt der Hai oft stunden-, ja tagelang den Schiffen, auf Beute lauernd. Wenn daher eine ins Wasser geworfene Leiche gleich von Haien wahrgenommen und ergriffen wird, ist das, wie ich glaube, nur ein Beweis dafür, dass Haifische zur Stelle waren, nicht aber dafür, dass solche von weither die Beute gewittert haben.

Während so beim Menschenhai und anderen derartigen Haien die Beobachtungen eher gegen als für feines Witterungsvermögen sprechen, ist bei den *Scyllien* die Wahrscheinlichkeit einer guten Ausbildung des chemischen Sinnes grösser, wenngleich auch hier die Beobachtungen nicht eindeutig sind. Wenn die Katzenhaie hungrig sind und man tote Sardinen in ihren Behälter wirft, so fressen sie dieselben allerdings nach einiger Zeit. Ob aber ihre Aufmerksamkeit dadurch auf die Sardinen gelenkt wird, dass Stoffe von diesen diffundieren und, zum Hai gelangend, diesen erregen, erscheint mir fraglich. Man sieht häufig, dass die aus ihrer trägen Ruhe sich erhebenden Katzenhaie zunächst nach der Seite schwimmen, auf welcher sich das Futter nicht befindet. Bei Haifischen, welche ich isoliert von anderen Fischen in einem besonderen Aquarium hielt, konnte man, selbst wenn sie hungrig waren, stundenlang warten, ehe sie das hineingeworfene Futter aufsuchten, wenn dies nicht in unmittelbarer Nähe der Tiere lag, sondern etwa 1/2 m entfernt. Im Verlaufe einer Stunde pflegen aber wenigstens die Hundshaie sich auch spontan, ohne irgend welchen von aussen kommenden Reiz, zu erheben und einigemale auf- und abzuschwimmen, so dass man nicht sicher ist, ob es nicht Zufall war, wenn sie eine Halbe- oder Viertelstunde nach dem Hineinwerfen des Futters umherschwimmen. Davon, dass die Haie nicht gleich bemerken, von welcher Stelle der etwa vorhandene Geschmacksreiz herkommt, haben mich zahlreiche Beobachtungen überzeugt. Ich möchte aber auch behaupten, dass es bei den Haifischen des Neapeler Aquariums, welche mit mehreren grossen Teleostiern zusammen ein Bassin bewohnen, nicht oder wenigstens nicht allein der chemische Sinn ist, welcher die Haie die Gegenwart des Futters bemerken lässt. Sie müssen auf irgend eine Weise merken, wenn andere Haifische auf der Suche sind, oder wenn die grossen Knochenfische sich daran machen, die zum Futter dienenden Sardinen zu fressen. Stets sind die Knochenfische des Behälters die ersten, welche fressen.

Dabei stossen sie häufig an die ruhenden Haie an und veranlassen lebhafte Bewegung der gesamten Wassermasse. Dies allein schon kann die Haie aufmerksam machen; gewöhnlich aber fällt, da diese im ganzen Behälter zerstreut liegen, eine Sardine in die Nähe eines der Haie, erregt in kurzer Zeit dessen chemischen Sinn, und dieser Hai beginnt nun suchend umherzustreichen. Damit ist das Signal selbst für die entfernt liegenden Haie gegeben, sich rasch hintereinander zu erheben und ebenfalls zu suchen. Trifft es sich zufällig so, dass sehr bald nachdem das Futter hingeworfen ist, ein Hai auf dasselbe aufmerksam wird, so suchen binnen wenigen Minuten sämtliche Haie. Die inzwischen verflossene Zeit reicht bestimmt nicht aus, um die schmeckbaren Stoffe durch das 7—8 m lange Bassin diffundieren zu lassen. Die *Scyllien* werden also im Aquarium auf die Gegenwart des Futters nicht durch den chemischen Sinn aufmerksam gemacht, sondern ganz vorzugsweise durch das Umherschwimmen ihrer Mitbewohner, welche schon das Futter bemerkt haben. Der erste Hai freilich, welcher durch sein Umherstreichen die anderen zum Suchen veranlasst, pflegt durch einen Geschmackseindruck aufgereizt zu sein. Die grossen Knochenfische des Haifischbehälters nehmen die Nahrung ausschliesslich durch's Gesicht wahr.

Es ist nun natürlich nicht ohne weiteres möglich, die Gewohnheiten, welche man an Aquariumstieren beobachtet, auf die freilebenden zu übertragen. Es ist auch schwer anzunehmen, dass diese letzteren in derselben, eben geschilderten Weise ihr Futter finden sollten, wie die gefangenen Tiere. Ich will mich der Hypothesen hierüber enthalten, werde aber auf den Gegenstand unten noch kurz zu sprechen kommen.

Ich bin auf Grund der bisher mitgeteilten Beobachtungen und Überlegungen der Ansicht, dass der chemische Sinn den Haifischen so wenig wie anderen Wassertieren dazu dient, weither eine Beute zu wittern und dieser nachzugehen. Auf der anderen Seite habe ich mich aber mit Sicherheit überzeugt, dass *Scyllien* durch den chemischen Sinn darauf aufmerksam gemacht werden, wenn sie einem zur Nahrung geeigneten Stoffe sich nahe befinden. Dies „nahe" ist in strengem Sinne zu nehmen und dürfte nach meinen Beobachtungen den Abstand einiger Centimeter nicht überschreiten. Die folgende Versuche sollen dies beweisen.

Zunächst ist das Verhalten eines ruhenden Katzen- oder Hundshaies gegen vorgelegte Nahrung zu unterscheiden von demjenigen eines umherschwimmenden. Legt man ein Stück Sardinenfleisch in die Nähe des Kopfes von einem ruhenden Hai (bis 10 cm Abstand) so hat dies zunächst noch keinen Einfluss auf das Benehmen des Tieres. Nach einiger Zeit jedoch, welche je nach den Umständen zwischen Sekunden und Minuten wechselt, sieht man, dass der Hai rascher und tiefer atmet, häufig mit ein wenig erhobenem Kopfe. Zweifellos ist dies Folge eines von dem Fleischstücke veranlassten Sinneseindruckes, welcher höchst wahrscheinlich in das Gebiet des chemischen Sinnes gehört. Dass das verstärkte Atmen, welches, wie erwähnt, auch bei Süsswasserfischen der erste Erfolg eines Geschmackseindruckes ist, nur Ausdruck starker Erregtheit infolge der Sinnesempfindung sei, dürfte kaum anzunehmen sein, vielmehr scheinen die Fische dadurch das Schmeckbare mit ihren chemischen Sinnesorganen in ausgiebigere Berührung bringen zu wollen.

Nach einigen Minuten pflegt der Hai, wenn er einigermassen hungrig ist, sich zu erheben und wegzuschwimmen, wie erwähnt, nicht selten in der der Lage des Futters entgegengesetzten Richtung.

Jetzt sucht das Tier mittelst des chemischen und mechanischen Sinnes. Während aber, wie gesagt, der ruhende Hai schon durch ein 8—10 cm entfernt liegendes Fleischstück erregt wird (erste Geschmacks-Phase), bemerkt der Umherschwimmende dasselbe niemals, wenn er in genannter Entfernung vorüberschwimmt. Die Schnauze auf den Boden gesenkt, streicht er dicht über diesem hin. Dabei

gleitet er häufig an dem Fleischstücke, handbreit von demselben entfernt, achtlos vorüber. Kommt er ihm jedoch auf 2—3 cm nahe, so macht er plötzlich die leichte Seitenwendung, welche nötig ist, um das Fleisch vollends zu berühren. Die zweite Phase des Schmeckens verlangte also bei meinen Versuchstieren einen verhältnismässig sehr kleinen Abstand des Reizstoffes vom reizaufnehmenden Sinnesorgane.

Natürlich fehlt auch die dritte Phase des Geschmackes nicht, d. h. bitter gemachtes Fleisch lässt der Hai wieder los, wenn er es, was nicht häufig vorkommt, ergriffen hat.

Die Diffusion mancher schmeckbaren Stoffe von dem Futter aus ist eine stärkere nach oben als nach den Seiten. Daher bemerkt ein 5—10 cm über dem Futter hinwegschwimmender Hai dieses häufig, findet es übrigens fast nie sofort, sondern sucht eine Weile mit der Schnauze auf dem Boden umher.

Etwas eigentümliches ist es mit dem Gesichtssinne der Katzen- und Hundshaie. Man sagt, sie seien am Tage blind. In der That ist die Pupille am Tage fast ganz geschlossen, und ich habe nie Gelegenheit gehabt, ein *Scyllium* mit offenen Augen zu sehen. Indessen ist es nicht richtig, wenn man die Augen als ganz geschlossen bezeichnet. Vielmehr lässt die Iris eine spaltförmige, an einem Ende zu einem runden Loch erweiterte Pupille frei. Fraglich kann es sein, ob diese Haie bei Tage ausser der allgemeinen Lichtempfindung, die auch durch die Iris hindurch erfolgen kann, imstande sind, Bilder zu erhalten. Die Thatsache, dass die Haie, auf der Suche nach dem vorgeworfenen Futter, oft so nahe an demselben vorbeischwimmen, ohne sich seiner zu bemächtigen, spricht gegen die Annahme, dass sie den betreffenden Gegenstand sehen. Für Sehvermögen bei Tage spricht aber eine allerdings vereinzelte Beobachtung, welche ich an *Scyllium canicula* machte, indem ein Hai dieser Gattung, durch mehrere kleine Fischstückchen gierig gemacht, einem neuen Stück, das ich ihm zuwarf, geradezu entgegensprang. Er krümmte sich stark dorsal, dabei den Kopf nach oben kehrend und machte eine rasch schnellende Bewegung, durch welche er das Fischfleisch im Fallen dicht unter der Wasserfläche erschnappte. Die Bewegung geschah mit solcher Gewandtheit und Sicherheit, dass ich nicht daran zweifle, dass er das zugeworfene Futter gesehen hat. Oft habe ich beobachtet, dass, wenn *Scyllien* im Begriff waren, ein Fleischstück zu packen, sie demselben mit dem Kopfe rasch folgten, wenn ich mittelst eines Glasstabes ihnen das Futter verschob oder wegnehmen wollte.

Man hat es als Beweis für die Blindheit der *Scyllien* angeführt, dass sie die Glaswände ihrer Behälter nicht sehen, sondern sich daran stets mit der Schnauze stossen, während die meisten anderen Fische sich nicht stossen. Dies beweist gar nichts für die behauptete Blindheit. Erstens stossen sich auch diejenigen Haie an der Glaswand, welche weit offene Augen haben, wie *Pristiurus*. Und zweitens scheint dies Anstossen mir aus dem Bau des Kopfes der Haie gut erklärt. Anstatt des empfindlichen Mundes vieler Knochenfische mit ihren zahlreichen Organen des mechanischen Sinnes haben die Haie eine den Mund weit überragende, derb behäutete, knorpelige Schnauze. Diese verträgt einen Stoss viel leichter, als der Mund etwa eines Karpfens, oder einer Barbe, und im Zusammenhange damit fehlt der Haischnauze die feine Sensibilität, welche die Knochenfische die Annäherung des Kopfes und Mundes an einen festen Körper, die Glaswand, rechtzeitig bemerken und unterbrechen lässt.

In der Meerestiefe, wo die Lichtintensität sehr viel geringer als in den Aquarien ist, werden höchst wahrscheinlich die Augen der *Scyllien* weiter offen sein, und dann steht nichts dem im Wege, dass sie wie andere Fische ihrer Beute mit Hilfe des Gesichtssinnes nachgehen. Dass sie dies mittelst des chemischen Sinnes nicht sehr vollkommen zu thun vermögen, sahen wir oben.

Noch einige Worte über die N a s e d e r H a i f i s c h e. Erwiesenermassen spüren die Katzen- und Hundshaie ihrer Nahrung viel mehr mittelst des chemischen Sinnes nach als andere

Fische, wobei namentlich die zweite Phase der Thätigkeit dieses Sinnes von Wichtigkeit ist. Es ist nun die Frage, geschieht dies mittelst der Nase, mittelst der Schmeckorgane im Munde, oder mittelst äusserer Schmeckorgane. Wenn ich sage „dies ist die Frage“, so muss ich hinzufügen, dass es weitaus den meisten Autoren nicht fraglich ist, dass vielmehr alle die Funktion der Nase als Organ des chemischen Sinnes als unumstösslich betrachten. Ich muss dem gegenüber betonen, dass der Beweis völlig fehlt, und dass die Wahrscheinlichkeitsgründe, die man für jene Annahme anführen kann, vor allem die Homologie mit der Nase der übrigen Wirbeltiere, als strenge Beweisgründe nicht betrachtet werden dürfen. Einen Versuch zur experimentellen Erledigung der Frage hat J. Steiner gemacht. Er fand nach Abtragung des Vorderhirns die spontane Nahrungsaufnahme bei *Scyllien* aufgehoben und schliesst daraus, dass das Vorderhirn des Haifisches dessen Riechzentrum ist. Steiner sagt geradezu, er sei der Ansicht, dass, wenigstens am Tage, der Geruch den Verstand des Haifisches ausmacht. Ich kann es durch Steiner's Versuche noch nicht als erwiesen betrachten, dass der *Nervus olfactorius* und die Nasenschleimhaut des *Scyllium* die Organe sind, mittelst deren diese Haie die Nahrung wahrnehmen. Folgende 2 Versuche würden hiefür überzeugend sein: 1) Es müsste nach Durchschneidung des Vorderhirns beobachtet werden, ob jenes reflexartig auftretende verstärkte Atmen oder Schnüffeln bei Vorlegung von Nahrung regelmässig ausbleibt. 2) Es müsste versucht werden, ob man nicht die Nasenschleimhaut mit ihrem Sinnesepithel zerstören oder die Nase verstopfen könnte, so dass der *Nervus olfactorius* ausser Thätigkeit gesetzt würde, ohne Entfernung eines Hirnteiles. Die Beschädigung des Gehirns bringt einen komplizierenden, in seiner Tragweite gar nicht zu übersehenden Faktor in die Frage herein. Man müsste dann beobachten, ob Haie, deren Nase in genannter Weise ausser Thätigkeit gesetzt ist, nicht früher oder später Nahrung aufnehmen, wobei ihr Verhalten gegen dieselbe zu beobachten wäre.

Ich selbst konnte diese Versuche wegen der Kürze meines Aufenthaltes in Neapel nicht ausführen. Es gehört dazu eine Geschicklichkeit und Operationstechnik, wie sie Steiner besitzt und die man sich nicht in einigen Tagen aneignet.

Die Beobachtungen, die ich an Haifischen gemacht habe, sprechen weder für noch gegen die Lokalisation des chemischen Sinnes in der Nase. Dagegen möchte ich erwähnen, dass derjenige Grund, den man für feines „Riechvermögen“ gerade der *Scyllien* angeführt hat, die scheinbare Tagblindheit, nicht in einer so direkten Beziehung zur Ausbildung des chemischen Sinnes stehen kann, wie behauptet wird. Denn bei dem keineswegs tagblinden *Pristiurus* ist, wie ich feststellen konnte, die Nasenkapsel und der entsprechende Hirnteil, der sog. *Lobus olfactorius*, nicht geringer entwickelt als bei *Scyllium*, die Nasenkapsel ist sogar eher grösser. Übrigens ist ja auch, wie erwähnt, die Tagblindheit der *Scyllien* nicht so ernst zu nehmen.

Die Annahme, dass die Äusserung des chemischen Sinnes, welche *Scyllium* bei der Nahrungssuche bemerken lässt, auf Thätigkeit der gesamten Haut beruht, halte ich für nicht wahrscheinlich, trotz der hochgradigen chemischen Reizbarkeit der Hautsinnesorgane. Die Reizbarkeit ist zwar eine so grosse, dass man annehmen dürfen wird, sie werde auch vom freilebenden Tiere verwertet, indem es mittelst derselben gewisse chemische Eigenschaften des Wassers (Verunreinigungen) unter Umständen bemerken wird. Mit Erkennung der Nahrung aber hat das Geschmacksvermögen der Haut wohl nichts zu thun, kein Versuch spricht dafür, viele dagegen. Obgleich selbst die Haut des hinteren Körperendes geringe chemische Reize deutlich percipiert, ist es mir nie gelungen, durch einen von den Nahrungsstoffen ausgehenden anziehenden Geschmacksreiz eine Wirkung auf den Haifisch zu beobachten. Ein Fischfleischstück wird ebensowenig von einem Haie wahrgenommen, wenn es dicht bei seinem

Schwanze liegt, als wenn es, um die Körperlänge entfernt, vor dem Kopfe des Haies liegt. Liegt das Fleischstück lange Zeit dort, so kann es später noch wahrgenommen werden, aber offenbar durch langsame Verbreitung der schmeckbaren Stoffe nach dem Kopfe hin. Niemals kommt es vor, dass ein Hai (von einer Länge von 20 und mehr cm) nach einem neben seinem Schwanzende liegenden Fleischstücke direkt sich hinwendet.

Am wahrscheinlichsten bleibt es immer, dass die Nase die Haifische beim Nahrungssuchen mittelst des chemischen Sinnes leitet, erwiesen ist dies jedoch noch nicht.

Amphibien.

Von Amphibien habe ich nur Tritonen zu Versuchen herangezogen, und zwar hatte ich zufällig Gelegenheit, einige Exemplare des schönen *Triton viridescens* eingehender zu untersuchen. Ausserdem habe ich auch unsere einheimischen Arten zum Vergleiche verwendet. Der Erfolg war überall der gleiche: In der Mundgegend ist hohe Geschmacksempfindlichkeit nachzuweisen, der Rumpfhaut sowie dem Schwanze fehlt Schmeckvermögen gänzlich. Chinin und Cumarin werden nur am Kopfe bemerkt und reizen hier heftig.

Die Versuche Graber's, welche ergaben, dass Tritonen, deren Kopf mit einer wasserdichten Decke überzogen war, salzhaltiges Wasser immer noch von salzfreiem zu unterscheiden vermochten und letzteres vorzogen, widersprechen meinen Versuchen nicht. Sie sind nicht als Nachweis von Schmeckvermögen der Haut, wie Graber meinte, anzusehen. Das Salz konnte ganz langsam auf die Haut einwirken und irgendwelche andere Nerven erregen. Eine Empfindung, die sich erst im Laufe einer Viertelstunde entwickelt, kann man nicht Schmecken nennen.

Bemerkungen über die Seitenlinie der Fische und Amphibien.

Auf Grund meiner Versuche teile ich die heutzutage herrschend gewordene Ansicht, dass die Seitenorgane der Fische und Amphibien nicht dem chemischen Sinne dienen. Bei keinem Fische, dessen einzige Hautsinnesorgane nachgewiesenermassen die Seitenorgane oder Nervenendhügel sind, konnte ich Schmeckvermögen der Haut nachweisen. Wo ich solches fand, gibt es, nach Angaben früherer Untersucher, immer becherförmige Endknospen. Mit einiger Wahrscheinlichkeit dürften diese als Schmeckorgane bezeichnet werden. Doch möchte ich keine bestimmte Ansicht in dieser Beziehung aussprechen, da meine Untersuchungen noch nicht ausgedehnt genug sind. Dagegen muss ich darauf hinweisen, dass ich, wie aus dem obigen ersichtlich, Schmeckvermögen der Haut bei verschiedenen Fischen mit Entschiedenheit in Abrede stellen muss, bei welchen zahlreiches Vorkommen von Endknospen in der Haut angegeben wird. Hier können nur ausgedehnte Untersuchungen an zahlreichen Fischen, besonders den lebhafteren und reaktionsfähigeren Meerfischen, und zwar kombiniert aus experimenteller und histiologischer Untersuchung, die Frage spruchreif machen. Wie es scheint, werden wir darauf hinauskommen, dass eine Art Geschmacksorgane in der Fischhaut durch Endknospen vertreten sein könne, dass aber nicht alle Endknospen Geschmacksorgane sind. Ein wirkliches Schmeckvermögen, wie es der Mensch und viele Tiere im Munde besitzen, scheint bei allen Fischen und Amphibien der äusseren Haut zu fehlen. Jn jedem Falle kann ich mich nicht auf den Standpunkt von Schwalbe stellen, welcher sagt: „Nach der Auffindung ganz ähnlicher Gebilde an der Stelle der Zunge der Säugetiere und der Menschen, welche von allen Physiologen als schmeckend anerkannt ist, kann wohl über die Bedeutung der „becherförmigen Organe" der Fische auch nicht mehr der leiseste Zweifel herrschen."

Ich habe den schon früher mehrfach gemachten Versuch wiederholt, die Funktion der Seitenorgane aus dem Erfolge der Durchschneidung des Seitennerven zu vermitteln, allein mit geringem Glück. Verschiedenen Schuppfischen und Barben habe ich den Seitennerven teils durchschnitten, teils ein Stück excidiert (dicht hinter dem Kopfe), teils den ganzen Nerven extrahiert, was leicht zu machen ist. Bei einseitiger Zerstörung der Nerven fand ich zuweilen leichte Störungen der Orientierung im Raume und der Coordination der Bewegungen (Schuppfisch). Nach beiderseitiger Nervendurchschneidung bei *Barbus fluviatilis* benahm sich dieses Tier ganz wie ein unverletztes. Die einzige sichtbare Wirkung der Operation war eine blasse Verfärbung der Haut von 1 cm hinter der Schnittstelle bis zum Schwanze. Diese hielt einen Tag lang an. Schwimmen konnte das Tier wie ein normales. Am fünfzigsten Tage nach der Operation war das Tier noch ebenso gesund und munter, frass auch öfters. Die Sektion ergab an diesem Tage völlige Degeneration des peripheren Nervenstückes, das zentrale Ende war normal bis auf das äusserste Stück.

Amphioxus lanceolatus.

Den Lanzettfisch erhielt ich in Neapel in grosser Zahl, jedoch boten, wie vorauszusehen, die Versuche an diesem berühmten Tiere wenig bemerkenswertes. Amphioxus verhält sich gegen Reize, speziell solche chemischer Art, viel eher wie ein Wurm als wie ein Fisch.

Am ganzen Körper besteht Empfindlichkeit für chemische Reize ziemlich in gleichem Masse. Die Reaktion ist stets dieselbe, das Tier schlängelt sich lebhaft fort, wenn es frei lag, es zieht sich in den Sand zurück, wenn es aus diesem nur Kopf oder Schwanz hervorstreckte. Selbst die Schwanzspitze ist noch für chemische Reize schwächsten Grades, wie Vanillin, empfindlich. Dass die als Riechwerkzeug bezeichnete Wimpergrube am Kopfe zum mindesten nicht das alleinige Organ des chemischen Sinnes ist, ergiebt sich schon daraus, dass der Kopf nicht empfindlicher ist als der Schwanz und übrige Körper. Noch entscheidender aber ist die Thatsache, dass die Reaktion unverändert bleibt, wenn man die Vorderspitze des Körpers in der Länge von etwa 3 mm abschneidet.

Über einige weitere theoretisch interessante Versuche mit Amphioxus habe ich oben berichtet (pg. 58 f).

Amphioxus zeigt deutliche photoptische Wahrnehmungen, d. h. Lichtempfindlichkeit ohne Beteiligung von Augen. Lässt man eine Schale mit Amphioxus, welche keinen Sand zum Verkriechen enthält, von einem undurchsichtigen Deckel bedeckt einige Minuten stehen und nimmt nun an heller Stelle den Deckel ab, so zucken alle Tiere, viele suchen mit den bekannten schlängelnden Bewegungen zu entfliehen. Es braucht nicht einmal direktes Sonnenlicht zu sein, welches die Tiere trifft, es genügt vielmehr auch zerstreutes Tageslicht, um Reaktion zu erzeugen.

Davon, dass nicht Erschütterung oder Luftzug die Tiere erregt, überzeugt man sich, wenn man den Versuch an wenig heller Stelle ausführt, oder einen Glasdeckel statt des undurchsichtigen verwendet.

Tiere, denen das vordere Korperende, etwa 3 mm lang, abgeschnitten ist, reagieren ganz ebenso sicher und stark. Die Lichtempfindlichkeit ist also nicht an die als Auge beschriebene pigmentierte Korperstelle geknüpft, sondern ist entweder eine Eigenschaft der Wechselsinnesorgane der Haut, oder sie beruht auf direkter Erregung des Rückenmarks durch das Licht.

Nachtrag.

Eine weitere exakte Bestätigung meiner Ansicht, dass die Diffusion von Gasen im Wasser eine äusserst langsame ist, und dass das Eindringen eines Gases ins Wasser nur auf dem Wege der Absorption erfolgt, sehe ich in einer neuen Mitteilung von Hoppe-Seyler,[1]) aus welcher u. A. hervorgeht, dass, wenn luftfrei gemachtes Wasser mit Luft in Berührung gebracht wurde, „nach 14tägigem Kontakte die noch nicht 1 Meter hohe Wassermasse in ihren unteren Schichten kaum zur Hälfte mit absorbiertem Sauerstoff und Stickstoff gesättigt war, dass ausserdem diese sehr geringe Geschwindigkeit des Eindringens der Gasmoleküle in das Wasser mit dem Vorschreiten der Sättigung der Lösung noch mehr und mehr abnahm."

Hieraus scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, dass es keine Diffusion von Gasen im Wasser giebt, welche von der Absorption unabhängig wäre, denn wenn die Gase auf irgend welche Weise in die Tiefe des Wassers rasch eindringen könnten, würde das Wasser in der Tiefe nicht so lange frei von absorbierten Gasen bleiben, wie es nach Hoppe-Seyler's Versuchen thatsächlich der Fall ist.

Noch in anderer Weise habe ich eine Bestätigung meiner Ansicht erhalten, dass die Fische nicht riechen, oder auch nur auf weitere Entfernungen hin zu schmecken vermögen. Der Vorstand des hiesigen Fischerei-Vereins, welcher selbst ein eifriger Fischer ist, sagte mir, er habe niemals bei Fischen Äusserungen des Schmeckens in die Ferne bemerkt, obgleich er ausdrücklich auf diesen Punkt geachtet habe. Auch sei er der Ansicht, dass nur Fischer, die nichts von ihrem Handwerk verstehen, auf stark riechende Köder beim Fischfange Wert legen könnten. Die meisten derartigen Angaben beruhen auf Aberglauben, und alle die sog. Fischwitterungen, welche „unfehlbar Fische auf grösste Entfernungen anlocken", seien Schwindel. Versuche, welche direkt darauf hinzielten, festzustellen, ob Aalreusen mehr besucht würden und besser funktionierten, wenn sie Leber oder dergl. als Köder enthielten, ergaben ein negatives Resultat.

Der feine Geruchssinn der Fische existiert eben nur in der Einbildung, er ist eine Sage, wie es eine Sage ist, dass man Aale auf's Land locken könne, wenn man Erbsen neben das Wasser pflanzt. Diese sollten die Aale riechen und dadurch aus dem Wasser gelockt werden.

[1]) Weitere Versuche über die Diffusion von Gasen im Wasser. Zeitschr. f. physiol. Chemie. XIX. Bd. 1894.

Litteraturverzeichnis.

Die Zahlen hinter den Autornamen im Texte verweisen auf die einzelnen Nummern des Litteraturverzeichnisses. In das Verzeichnis aufgenommen sind möglichst alle diejenigen Schriften, welche sich mit dem Geruchs- und Geschmackssinne und ihren Organen, sowie mit verwandten, hierhergehörigen Sinnesorganen ausschliesslich oder auch nur gelegentlich befassen. Vollständigkeit konnte natürlich nicht einmal annähernd erzielt werden. Auch sind mir manche der hier aufgezählten Arbeiten, besonders aus älterer Zeit, weder im Original, noch im Referat zugänglich gewesen.

Eine Anzahl in diesem Litteraturverzeichnis nicht angeführter Schriften ist unter dem Texte in Anmerkungen namhaft gemacht.

Folgende Schriften sind mir teils erst nach Abschluss des Litteraturverzeichnisses bekannt geworden, teils durch ein Versehen im Verzeichnisse ausgelassen worden.

Drost, K. Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (*Cardium edule* L.) nebst einigen Mitteilungen über den histologischen Bau ihres Mantels und ihrer Siphonen. Dissertation Kiel.) Morphol. Jahrb. Bd. XII.

Kölliker, A. Über das Geruchsorgan von Amphioxus. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843 pg. 23.

Rawitz, B. Der Mantelrand der *Acephalen.* Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 22 (1888), Bd. 24 (1890), Bd. 27 (1892).

Retzius, G. Über Nervenendigungen an den Parapodienborsten etc. Biologiska föreningens förhandlingar. Verhandlungen des biologischen Vereins in Stockholm. Bd. III. 1891.

Retzius, G. Biologische Untersuchungen.

Neue Folge IV. 1) Das sensible Nervensystem der Polychäten.
2) Das sensible Nervensystem der Mollusken.
3) Die Nervenendigungen in dem Geschmacksorgan der Säugetiere und Amphibien.
4) Die Nervenendigungen in den Endknospen, resp. Nervenhügeln der Fische und Amphibien.
V. 10) Über Geschmacksknospen bei Petromyzon.

Samassa, P. Über die Nerven des augentragenden Fühlers von *Helix pomatia.* Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere (herausgeg. von Spengel) Bd. 7.

Zoja, R. Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull'Hydra. Pavia 1890.

1. *Andreae, J.,* Beiträge zur Anatomie u. Histologie des Sipunculus nudus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
2. *Apathy, St.,* Analyse der äusseren Körperform der Hirudineen. Mitteil. a. d. zool. Station Neapel. Bd. 8.
3. — Die Lang'schen leeren Ringe, bes. bei Hirudo medicinalis. Zool. Anzeiger. Jahrg. 13. Nro. 337 Juni 1890.
4. *Arndt, Rudolf,* Artikel: „Empfindung" in Eulenburg's Realencyclopädie der gesamten Heilkunde 2. Auflage, 1886.
5. *Arnstein, C.,* Die Endapparate des Geschmacksnerven. Neurolog. Centralblatt. Jahrg. 12. 1893. 1. März; Bericht aus der Gesellsch. v. Neuropathologen und Psychiatern an der Universität zu Kasan. Sitz. 21. Nov. 1892.
6. *Aronsohn, Eduard,* Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. Arch. f. Physiol. v. Dubois-Reymond. 1884.
7. — Beiträge zur Physiologie des Geruchs ibid. 1884. (Referat.)
8. *Ayers, H.,* Beiträge zur Anat. und Physiol. der Dip noer. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 18. (Geschmacksorgan bei Ceratodus auf Papillen der Mundschleimhaut).
9. *Babuchin,* „Das Geruchsorgan" in S. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen u. d. Tiere. Leipzig. 1872. S. 964—976 (bespricht u. A. Riechorgane verschiedener Wassertiere).
10. *Balbiani, G.,* Note sur les antennes servant aux insectes pour la recherche des sexes. Ann. Soc. Ent. france. 4. Série t. 6. 1866. Bullet. p. XXXVIII.
11. *Baster,* Over het Gebruik der Sprieten, in Verhandelingen uitgegeven door de Holl. Maatschappij van Wetenschappen te Haarlem 1762.
12. — Observationes in usum antennarum Insectorum in: Commentarii de rebus in scientia natur. et medicina gestis. Vol. XVIII Lipsiae.
13. *Beard, J.,* The System of Branchial Sense organs and their associated Ganglia in Ichtyopsida etc. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 26. 1885.
14. — On the segmental sense organs of the lateral line, and on the Morphology of the Vertebrate auditory organ. Zool. Anz. Jahrgang 1884.
15. *Beard, J.,* Morphological studies Nro. 4. The nose and Jacobson's organ. Zool. Jahrbücher. Morph. Abteil. Bd. 3. p. 727—752.
16. *Béaunis, H.,* Des différents sens chez les animaux. Revue Scientif. Paris tome 43. p. 749—753.
17. *Becher,* Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschritten der Akademie der Wissenschafen. Wien. Bd. XLV. 1882.
18. *Bellonci,* Systéme nerveux et organes de sens du Sphaeroma serratum. Acad. d. Linc. Mem. III Ser. t. X. 1881—1882.
19. *Van Beneden,* Sur le siège du goût dans la carpe. Bullet. de l'Acad. Belg. 1833. t. 2. p. 103.
20. *Bernard, F.,* Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. Nat. Zoologie 7. série t. 9. 1890 und Separ. Paris 1890.
21. *Berté,* Contribuzione all'anatomia ed alla fisiologia delle antenne degli afanittieri. Atti Reale Acad. dei Lincei. Vol. II. 1877—78.
22. *Bertkau, Ph.,* Bemerkungen zu Schimkewitsch's Notiz: „Sur un organe des sens des Araignées." Zool. Anzeiger, VIII Jahrg. Nro. 1885. 204.
23. *Bidder,* Artikel „Riechen" und Art. „Schmecken" in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie.
24. *De Blainville,* Principes d'anatomie comparée. I. p. 339.
25. *Blanc,* Die Amphipoden der Kieler Bucht nebst einer histologischen Darstellung der Calceoli. Verh. der Leop.-Carol. Akad. der Naturforscher. 1885.
26. *Blanchard,* Metamorphoses, moeurs et instincts des Insectes. Paris 1868.
27. *Blaue, J.,* Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich über Endknospen als Endapparate des Nervus olfactorius. Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1884.
28. — Über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zool. Anz. Jahrg. V Nro. 127.
29. *Bodenstein, E.,* Der Seitenkanal von Cottus gobio. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 37. 1882.

30. *Böhmig, L.*, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. Zool. Anz. Jahrg. X. p. 489.
31. *Boll, F.*, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 1869. Suppl.
32. *Bolles Lee, A.*, Nota interno alla struttura intima dei bilancieri dei ditteri. Bull. Soc. Ent. Ital. Anno 17. p. 96—99. u- Arch. Sc. Physiq. Nat. Genève t. 13. p. 110.
33. — Les balanciers des Diptères, leurs organes sensifères et leur histologie. Recueil. zool. Suisse. t. 2. p. 363.
34. — Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.
35. *Bonsdorff*, Fabrica usus et differentiae palparum in insectis. Dissertatio Aboae. 1792.
36. *Breitenbach, W.*, Beiträge zur Kenntnis des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jen. Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XV.
37. *Brewer, W. H.*, The sense of smell in animals. Nature Vol. 7. 1873. p. 360—361.
38. *Bronn* und *Keferstein*, Klassen und Ordnungen der Weichtiere III. 2. p. 1200 ff. u. a. Stellen.
39. *Brullé*, Observations sur la bouche des Libellules. Ann. Soc. Entome. de France. II. p. 345. 1833.
40. *Buchner*, Die chemische Reizbarkeit der Leucocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung. Berliner klinische Wochenschrift 1890.
41. *Buchner, O.*, Beiträge zur Kenntnis des Baues der einheimischen Planorbiden. Dissertation (Leipzig). Stuttgart 1891.
42. *Burmeister*, Handbuch der Entomologie. Bd. I p. 60. Berlin 1832.
43. — Beobachtungen über den feineren Bau des Fühlerfächers der Lamellicornier, als eines mutmasslichen Geruchswerkzeuges. (D'Alton u. Burmeisters Zeitung f. Zool. Zoot. u. Paläozool. 1848. Bd. 1. p. 49—56, 67.
44. *Bütschli*, Über die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen etc. Biol. Centr. Bl. Bd. 4. Nro. 4.
45. *Chadima, T.*, Über die von Leydig als Geruchsorgane bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden. Mitteil. d. naturwissenschaftl. Ver. f. Steiermark. 1873. p. 36—44.
46. *Chatin, J.*, Les organes des sens dans la série animale. Leçons d'anatomie et de physiologie comparées faites à l'a Sorbonne. Paris 1880.
47. — Morphologie générale des organes des sens. Revue scientif. Nro 30. 1878. p. 700—702.
48. *Chun, C.*, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abhandl. der Senckenbergischen Ges. Bd. XI. 1878.
49. — Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Leipzig 1880.
50. *Claparède*, Sur les prétendus organes auditifs des Antennes chez les Coléoptères Lamellicornes et autres Insectes. Ann. scienc. nat. 4. Ser. t. X 1858.
51. — Recherches sur certaines cavités des antennes qu'on avait à tort considérées comme le siège de l'ouïe chez les insectes. Compt. Rend. t. 48. 1859. p. 921—922.
52. *Clarke*, Newman's remarks on the antennae of insects. Magaz. of nat. hist. Vol. II 1838.
53. *Claus, C.*, Über die Organisation der Cypridinen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 22.
54. — Über die Geschlechtsdifferenzen von Halocypris. ibidem.
55. — Die Halocypriden des Atlantischen Oceans und Mittelmeeres. Wien 1891.
56. — Bemerkungen über Phronima sedentaria Forsk. u. elongata. n. sp. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12.
57. — Die freilebenben Copepoden mit besonderer Berücksichtigung Deutschlands. Leipzig 1863.
58. — Über den Bau und die Entwicklung von Achtheres percarum. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 12.
59. — Über die blassen Kolben und Cylinder an den Antennen der Copepoden und Ostrakoden. Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschrift. Bd. I 1860.
60. — Über die von Lespès als Gehörorgane bezeichneten Bildungen der Insekten. Müller's Archiv. p. 552—563. 1859.
61. *Clemens*, On the functions of the antennae of Insects. Zoologist. Vol. 18. 1860. p. 6898—6899.
62. *Cloquet*, Osphrésiologie oder die Lehre von den Gerüchen. Weimar 1824.
63. *Comparetti*, Dinamica animale degli insetti. II. Padova. 1800.
64. — De aure interna comparata. Patavii 1789.
65. *Cornalia*, Monographia del Bombice del Gelso. Milano. 1856.
66. *Dahl*, Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1885.
67. — Versuch einer Darstellung der psychischen Vorgänge in den Spinnen. Vierteljahrsschrift f. wissensch. Philosophie 1884.
68. — Zur Anatomie der Araneen. Zool. Anz. Jahrg. 8. p. 241.
69. *Dessoir, M.*, Über den Hautsinn. Archiv. f. Anat. u. Physiol., Physiabteil. 1892. S. 175—339. Referat in Biolog. Centralblatt Bd. XII. 1892. Nro. 22.

70. *Dogiel, A.*, Über den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. Biolog. Centralbl. Bd. 6.
71. — Über den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. p. 74—139.
72. *Dönhoff,* Eichstädter Bienenzeitung Jahrg. 1854 p. 231 und 1855. p. 44. (Experimente, welche für Sitz des Geruchssinnes in den Fühlern sprechen).
73. *Driesch,* Odorat des Insectes. Journal l'Institut, 7. année Nro. 294. 1839.
74. *Dubois, R.,* Sur la physiologie comparée des sensations gustatives et tactiles. Compt. rend. t. CX p. 473—475.
75. — Sur la physiologie comparée de l'olfaction. Compt. rend. t. CXI. p. 66—68.
76. — Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend. t. CX. p. 358—360.
77. — Sur le mécanisme des fonctions photodermatiques et photogéniques dans le siphon du Pholas dactylus. Compt. rend. t. CIX. p. 233 et. p. 326.
78. *Dufour, Léon,* Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Coléoptères. Ann. des Sc. nat. VIII. 1826.
79. — Quelques mots sur l'organe de l'odorat et sur celui de l'ouie dans les insectes. Actes de la Soc. Lin. de Bordeaux. t. XVII. livr. 3. et 4. 1850.
80. *Dugès,* Traité de physiologie comparée 1838. (p. 161).
81. *Duméril,* Rapport sur un mémoire de M. Ch. Lespès rélatif a l'appareil auditif des insectes. Annal. des sciences naturelles. 4. me série, Zoologie Bd. 9.
82. — Dissertation sur l'organe de l'odorat et sur son existence dans les insectes. Magazin encyclopédique an 5.
83. — Considérations générales sur la classe des Insectes. Paris 1823. p. 25.
84. *Duponchel,* Sur l'usage des antennes chez les insectes. Dissertation. Ann. Soc. entom. France. X. 1841.
85. — Reflexions sur l'usage des antennes dans les insectes. Revue zool. 1840.
86. *Dybowski, B.,* Neue Beiträge zur Kenntnis der Crustaceenfauna des Baikalsees. Bull. Soc. Nat. Moscou t. 39. Part. 2. (Geschmacksborsten an den Mundteilen von Asellus).
87. *Ebert,* Über die Bedeutung der Antennen bei den Insekten. Sitzber. d. Ges. Isis. Dresden 1877. (1878.) p. 133.
88. *Eimer, Th.,* Über künstliche Teilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. Bericht der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in München 1877. S. 182.
89. — Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen, Laupp 1879.
90. *Eimer, Th.,* Zoologische Studien auf Capri I. Über Beroë ovatus. Leipzig 1873.
91. *Eisig, H.,* Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Herausgegeben von der zool. Station zu Neapel. 1887.
92. — Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mitteil. d. zool. Station Neapel. Bd. 1. Heft 2.
93. *Engelmann, Th. W.,* Die Geschmacksorgane; in S. Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben des Menschen u. d. Tiere. Leipzig 1872 S. 822—838.
94. — Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Pflüger's Arch. f. Phys. Bd. 25.
95. *Erichson,* De fabrica et usu antennarum in Insectis. Ann. Soc. entom. France. Tom. VII. 1838.
96. *Fischer,* Description d'une nouvelle espèce du genre Edwardsia Quatrefages. Bull. Soc. Z. France 13. année. p. 22—23.
97. — Contribution à l'Actinologie française. Archives de Zoologie expérim. et génér. (2) t. 5 p. 381—442.
98. *Flemming, W.,* Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 23.
99. — Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken ibid. Bd. 6.
100. — Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22.
101. — die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. p. 415.
102. *Fol, H.,* Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. Inauguraldissertation, Jena 1869.
103. *Forel, A.,* Les Fourmis de la Suisse. Bâle 1874.
104. — Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. p. 61.
105. — Beiträge zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitteil. des Münchener entomolog. Vereins. 2. Jahrg. 1. Heft. 1878.
106. — Expériences et remarques critiques sur les Sensations des Insectes. Recueil zoologique Suisse. T. IV. Nro. 1 et. 2. 1886,1887. Genève-Bâle.
107. — Etudes myrmécologiques en 1884. Avec une description des organes sensoriels des antennes. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Tom. XX. p. 316—380.
108. *Fourcroy,* Mémoire sur l'esprit recteur etc. Ann. de chim. 1798. p. 232. t. XXVI. (Alle Stoffe riechen, wenn sie flüchtig werden).

109. *Fröhlich*, Über einige Modifikationen des Geruchssinnes. Sitz. Ber. Wien. Akad. Math. nat. Klasse 1851 VI. (profuse Sekretion stört nicht den Geruch.)

110. Die Fühlhörner bei den Insekten. Ausland, 50. Jahrg. 1877. p. 508—510.

111. — Zur Funktion der Fühler bei den Insekten (Auszug): Naturforscher. 10. Jahrg. 1877. p. 268.

112. *Garnier, J.,* De l'usage des antennes chez les insectes. Mém. Acad. Scienc. Amiens. 2. Sér. T. 1. 1858—60. p. 489—501.

113. *Gazagnaire, J.,* Organes de la gustation chez les coléoptères. Proc. verb. de la Soc. Zool. de France 1886 und Comptes rendues de l'acad. des. sc. t. 102. p. 629.

114. *Gegenbaur,* Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig 1855. p. 192 und 201.

115. *Giesbrecht,* Die freilebenden Copepoden der Kieler Föhrde. 4. Bericht d. Commiss. z. Untersuchung der deutschen Meere.

116. *Goureau,* Sur les antennes des insectes. in: Ann. Soc. entom. France. Tom. X. 1841.

117. *Gottschau,* Geschmacksorgane der Wirbeltiere. Biol. Centr. Bl. Bd. 2. Nr. 8.

118. *Graber, V.,* Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biol. Centralblatt. Bd. V. Nro. 13. 1885.

119. — Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe, Biol. Centr. Blatt. 8. Bd. p. 743—754.

120. — Über neue otocystenartige Sinnesorgane der Insekten. (M. 2. Taf.) in Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. 1879. p. 36—57.

121. — Die chordonotalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.

122. — Die Naturkräfte. Bd. XXI. Die Insekten. München 1877.

123. *Grimm, O. v.,* Beitrag z. Anatomie d. Fühler d. Insekten. (M. Abbildg.) in: Bull. de l'Acad. imp. St. Petersburg. T. 14. 1870. pg. 66—73.

124. *Grobben,* Über bläschenförmige Sinnesorgane und eine eigentümliche Herzbildung der Larve von Ptychoptera contaminata. Sitzungsber. der Acad. der Wissensch. zu Wien. LXXII. 1875.

125. *Haeckel, Ernst,* Ursprung und Entwicklung der Sinneswerkzeuge. Kosmos 4. Bd. 1878—79. p. 20—32, 99—114.

126. — Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae). Jenaische Zeitschrift f. Med. u. Naturw. Bd. I u. II, 1864 u. 1866.

127. *Haller, Béla,* Untersuchungen über marine Ripidoglossen. Morphol. Jahrb. 1884. Bd. 9. p. 1—98.

128. *Haller, G.,* Zur Kenntnis der Sinnesborsten der Hydrachniden. Archiv für Naturgesch. von Wiegmann. 48. Jahrg. 1. Heft.

129. *Hamann, O.,* Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39.

130. *Hancock,* Observations on the olfactory apparatus in the Bullidae. Annales of Nat. Hist. 1852 t. G.

131. *Hancock and Embleton,* On the Anatomy of the Eolis. ibid. 2e série 1849. t. 3.

132. *Hauser, G.,* Physiologische u. histiologische Untersuchungen üb. d. Geruchsorgane d. Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880. p. 367—406.

133. — Recherches physiologiques et histiologiques sur l'organe de l'odorat chez les insectes. Arch. Zool. exp. et génér. T. 8. 1879—80. N. et R. p. LXI—LXII.

134. *Hertwig, O.,* Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893. (Daselbst auf p. 101 zahlreiche Litteraturangaben über Reizbarkeit der Zelle.)

135. *Hertwig, O. u. R.,* Über d. Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen. Jenaische Ztschr. 11. Bd. 1877. p. 355—374.

136. — Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen. Monographisch dargestellt. M. 10 lith. Taf. Leipzig. F. C. W. Vogel, 1878.

137. *Hicks,* On a new structure in the antennae of insects. Journal of the Proc. of the Linnean society. Zool. Vol. XXII. 1857.

138. — Further remarks on the organ found in the bases of the halteres and wings of insects. Transactions Linnean Soc. Vol. XXII. pars II 1857.

139. — On certain sensorial organs in insects, hitherto undiscribed. Ann. of nat. history. III. Ser., Vol. IV. 1859.

140. — Further Remarks on the Organs of the Antennae of Insects described in a Paper published in the Transactions of the Linnean Society. Vol. XXII. p. 155. in Trans. Linn. Soc. London Vol. 22. Pt. 4. 1859. p. 383—390.

141. — On certain Sensory Organs in Insects hitherto undiscribed. (With 2 Pl.) ibid. Vol. 23. P. I. 1860. p. 139—153. (Abstract.) und in Proc. Roy. Soc. London. Vol. 10. (1859/60). 1860. p. 25—26.

142. *Howell, W. H.,* and *Kastle* J. H. Note on the specific energy of the nerves of taste. Studies biol. Labor. John. Hopkin's Univ. IV. p. 13—18.

143. *Huber, P.,* Recherches sur les meurs des fourmis indigènes. Genève 1810.

144. *Hubrecht, A.,* Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel. Niederl. Arch. Zool. 2. Bd. 1875. p. 127.

145. — Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems

der Nemertinen. Naturk. Verh. Koninkl. Akad. Amsterdam Deel. 20 1880. (Sep. Abdr. p. 27—36.)

146. — Contributions to the Embryology of the Nemertea. Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26. 1886. p. 423.

147. *Jäckel, Andr. Joh.,* Ein Beitrag z. d. Frage, v. welchem Sinne d. Insekten bei Aufsuchung ihrer Nahrung geleitet werden. Correspbl. d. zool. mineral. Ver. Regensburg. 20. Jahrg. 1866. p. 99—103.

148. *Imhof,* Über die blassen Kolben an den vorderen Antennen der Süsswasser-Calaniden. Zool. Anz. VIII. Jahrg. Nro. 197. 1885.

149. *Jobert, M.,* Etudes d'Anatomie comparée sur les Organes du toucher etc. Ann. Sc. Nat. (5) tome 16. 1872.

150. *Joseph, G.,* Über Sitz und Bau der Geruchsorgane bei den Insekten. Bericht der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in München. 1877. S. 147.

151. — Zur Morphologie des Geschmacksorgans bei den Insekten. Ibidem S. 227.

152. *Jourdain,* Sur les cylindres sensoriels de l'Antenne interne des Crustacés. Compt. rend. t. XCI, 1880.

153. *Jourdan, Et.,* Les Sens chez les animaux inférieurs. Bibl. Scient. Contemp. 320 p., 48 Figg.
Deutsch von *W. Marshall:*

153a. — Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere. Weber's naturwiss. Bibliothek Bd. 3. 1891.

154. — Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de Hermione hystrix et de Polynoë Grubiana. Archives de Zoologie expérimentale et générale (2) tome V. 1887.

155. — Les antennes des Euniciens. Comptes Rendues. t. CIII.

156. *Kirbach,* Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Zool. Anz. VI. Jahrg. Nro. 151. 1883.

157. *Kirby* und *Spence,* Über die Sinne der Kerfe. Isis 1829.

158. — Entomologie, herausgegeben von Oken. Stuttgart. 1823—1833.

159. *Kölliker, A.,* Über Geruchswerkzeuge der Cephalopoden. Froriep's N. Notizen. Bd. XXVI. p. 166.

160. *Kollmann,* Die Cephalopoden in der zool. Station des Dr. Dohrn. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 26.

161. *Kräpelin, C.,* Die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883. Osterprogramm des Johanneums.

162. — Zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie des Rüssels von Musca. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 39. 1883.

163. — Über die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. Zool. Anz. V. Jahrg. Nro. 124. 1882.

164. *Künkel d'Herculais,* Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Première partie. Paris 1875. —

165. — Recherches sur l'organisation et le développement des Diptères et en particulier des Volucelles de la famille des Syrphides. Atlas. Paris 1881.

166. *Künkel et Gazagnaire,* Du siège de la gustation chez les insects diptères. Compt. rendus. t. XCV. 1881.

167. *Küster,* Zool. Notizen. (Die Fühlhörner sind die Riechorgane der Insekten). Isis von Oken. 1844.

168. *De Lacaze-Duthiers,* Du système nerveux des Mollusques gastéropodes aquatiques et d'un nouvel organ d'innervation. Arch. de Zool. experiment. 1872. t. 1. p. 437.

169. — Le système nerveux de Ancylus fluviatilis. Compt. Rendues de l'acad. des sc. t. C.

170. *Lankester and Bourne,* On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the Pearly Nautilus Pompilius. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 23.

171. *Layard,* Smell and Hearing in Insects. Nature. Vol. 18. 1878. p. 301—302.

172. *Lefebvre,* Note sur le sentiment olfactif des Insectes. Ann. Soc. entom. France. Tom VII. 1838.

173. *Lehmann,* De sensibus externis animalium exsanguium. Göttingae 1798.

174. — De antennis insectorum dissertatio prior, fabricam antennarum describens. Hamburgi 1799.

175. — De antennis insectorum dissertatio posterior, usum antennarum recensens. Hamburgi 1800.

176. *v. Lenhossék, M.,* Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Vorläufige Mitteilung in Anat. Anz. 1893 Nro. 4.

177. — Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. mikr. Anat. Bd. 39.

178. *Lespès,* Note sur la terminaison du nerf olfactif chez les Gastéropodes terrestres. Journ. de Conchyologie 1852 t. 3.

179. — Mémoire sur l'appareil auditif des Insectes. Ann. Sc. nat. 4 Sér. Tom IX. 1858.

180. *Lesser,* Insektentheologie. p. 262. 1740.

181. *Lessona,* Sull'anatomia dei polioftalmi. Estr. Mem. Accad. Torino. (2). t. 35. 1883. p. 14.

182. *Leuckart, R.,* Zoologische Untersuchungen. Giessen 1854. Heft 3. pg. 36. (Riechorgan der Wasserschnecken und Pterotrachea).

183. *Leydig, F.,* Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Mit 3 Tafeln. Arch. f. Anat. u. Phys. von Reichert und du Bois-Reymond. Jahrgang 1860. S. 265.

184. *Leydig, F.,* Über Organe eines sechsten Sinnes etc. Verhandlungen der Kais. Leopold. Carolinischen Akademie. Dresden 1868. Bd. 34.
185. — Tafeln zur vergleichenden Anatomie 1. Heft. Zum Nervensystem u. d. Sinnesorganen d. Würmer u. Gliederfüssler, Tübingen. Laupp. 1864.
186. — Naturgeschichte der Daphniden. 1860.
187. — Artemia salina nnd Branchipus stagnalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.
188. — Über Argulus foliaceus. Arch. f. Mikr. Anatomie. Bd. 33.
189. — Feinerer Bau der Arthropoden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1855.
190. — Amphipoden und Isopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. 1878.
191. — Larve von Corethra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.
192. — Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. IX. Jahrg. Nro. 222 und 223. 1886.
193. — Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1861.
194. — Über die Haut einiger Süsswasserfische. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1850.
195. *Liégois,* Arch. physiol. norm. et. path. t. I. 1868. (Rotieren riechender Körper auf Wasser).
196. *Lorry,* Observations sur les parties volatiles et odorantes etc. Hist. et. mémoires de la Soc. roy. Méd. 1785. p. 300. (Nur zusammengesetzte Stoffe riechen).
197. *Lovèn, S.,* Etudes sur les Echinoidées. Kongl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlinger, Bandet 11. Nro. 7. p. 3.
198. *Lubbock, J.,* On some points in the Anatomy of Ants. Royal microscopical Society. 1883.
199. — On the Anatomy of Ants. Transactions of the Linnean Society 1879.
200. — Ameisen, Bienen und Wespen. Internat. wiss. Bibl. Bd. LVII p. 197 ff. 1883.
201. — Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, insbesondere der Insekten. Ibid. Bd. LXVII.
202. *Mac Intosh, W.,* On the Central Nervous System, the Cephalic sacs, and other points in the Anatomy of the Lineidae. Journ. Anat. Phys. London. Vol. 10. 1876. p. 249.
203. *Madrid Moreno,* Über die morphol. Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. (Bericht von Emery). Biolog. Centralbl. Bd. 6.
204. *May, K.,* Über das Geruchsvermögen der Krebse nebst einer Hypothese über die analytische Thätigkeit der Riechhärchen. Dissertat. Kiel.
205. *Mayer, Paul,* Sopra certi organi di senso nelle antenne dei ditteri. Reale. Acad. dei Lincei. Anno CCLXXVI 1878—79.
206. — Zur Lehre von d. Sinnesorganen bei d. Insekten in zoolog. Anz. 2. Jahrg. 1879. p. 182—183.
207. *Meinert,* Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie; kgl. danske Videnskabernes Selskabs Skrifter 5 Raekke nat. og. mat. Afd. V. Bd. 1860.
208. — Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz. V. Jahrg. Nro. 124. 1882.
209. *Merkel, F.,* Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
210. *Milne Edwards, H.,* Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux t. XI. 1874.
211. *Mojsisovics, A.,* Kleine Beiträge zur Kenntnis der Anneliden. Sitz. Ber. Akad. Wien. 76. Bd. 1877.
212. *Moquin Tandon, A.,* Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres et fluviatiles. Annal. d. scienc. nat. 3me sér. Zoologie XV.
213. *Moseley, N., N.,* On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae etc. Quatr. Journ. Micr. Soc. 1885 p. 26.
Referat von *W. Marschall:* Über Sinnesorgane in der Schale der Chitonen. Biol. Centr.-Bl. 1886 p. 141.
214. *Müller, Fritz,* Die Maracujáfalter. Stettiner entomologische Zeitung. 1877 p. 494.
215. *Muncke,* Artikel: Geruch, in Gehler's physikalischem Wörterbuch 1828. (Geruchssinn bei Fischen).
216. *Nagel, Wilibald,* Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen (F. Pietzcker) 1892.
217. — Der Geschmackssinn der Actinien. Zool. Anz. 1892. Nro. 400.
218. — Bemerkungen über auffallend starke Einwirkung gewisser Substanzen auf die Empfindungsorgane einiger Tiere. Biol. Centr. Bl. Bd. XII. 1892. Nro. 23 u. 24.
219. — Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. Pflüger's Arch. f. die ges. Physiol. Bd. 53.
220. — Versuche zur Sinnesphysiologie von Beroë ovata und Carmarina hastata. Pflüger's Archiv f. die ges. Phys. Bd. 54. 1893.
221. *Newport,* Insecta. Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. II. p. 975. London.
222. — On the use of the Antennae of Insects. Transactions of the entomological Society. II. 1837—1840.
223. *Niemack, J.,* Der nervöse Endapparat in den Endscheiben der Froschzunge. Anat. Hefte v. Merkel u. Bonnet. Erste Abteil. II. Bd. Heft 2. 1892.

224. *Noll*, Einige Beobachtungen im Seewasser-Zimmeraquarium. Zool. Anz. Bd. 2. 1879. p. 405.

225. *Öhrwall, Hjalmar*, Untersuchungen über den Geschmackssinn. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 2. 1890.

226. *The Organs* of Hearing and Smell in Insects. Amer. Naturalist. Vol. 4. 1871. p. 127.

227. *The Organs* of Smell in Insects. (Abstr.) ibid. Vol. 14. 1880. p. 597.

228. *Osborn*, Osphradium in Crepidula. Zool. Anz. Jahrg. 10.

229. — Spengels olfactory organ in Crepidula. Americ. Month. Micr. Journal Vol. 8.

230. *Paasch*, Über die Sinnesorgane der Insekten im Allgemeinen, von den Gehör- und Geruchsorganen im Besondern. Troschel's Archiv für Naturgeschichte Bd. XXXIX. 1873.

231. *Packard, A. S.*, On the occurence of organs probably of taste in the epipharynx of the Mecaptera (Panorpa and Boreus). Psyche Vol. 5 p. 158—164.

232. — Notes on the epipharynx and the epipharyngeal organes of taste in Mandibulate Insects. Ibid. p. 193—199, 222—228.

233. *Peckham, G. W.*, Some observations on the special sens of wasps. Proceed. of the Nat. Hist. Soc. of Wisconsin 1887.

234. *Perris*, Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. Ann. Sc. nat. 3. Sér. Zool. Tom. XIV. 1850.

235. *Pfeffer*, Über chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuchungen a. d. botan. Inst. zu Tübingen Bd. IV. 1888.

236. — Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. a. d. botan. Instit. zu Tübingen. Bd. I. 1884 Heft 3.

237. *Pierret*, Sur les antennes des Insectes. Ann. Soc. entom. France. Tom. X. 1841.

238. *Plate, L.*, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. IV.

239. *Plateau*, Une expérience sur la fonction des antennes chez la blatte (Periplaneta orientalis). Extrait des Comptes rendues de la Société Entomologique de Belgique. Séance du 5. Juin 1886.

240. — Expériences sur le rôle des Palpes chez les Arthropodes maxillés. Première partie. Palpes des Insectes Broyeurs 1885. Extrait de la Societé Zoologique de France 1885.

241. — Expériences sur le rôle des Palpes chez les Arthropodes maxillés. Deuxième partie. Palpes des Myriapodes et des Aranéides. Extrait du Bulletin de la Société Zoologique de France t. XI. 1886.

242. — L'instinct mis en défaut par les fleures artificielles. Assoc. franç. pour l'avanc. scienc. Congrès de Clermont.-Ferrand. 1876.

243. *Pogojeff, L.*, Über die feinere Struktur des Geruchsorganes des Neunauges. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 31. pg. 1—14.

244. *Pollmann*, Der Geruchssinn der Bienen. Schweizer Bienenzeitung. N. F. 4. Jahrg. Nr. 5. 1880.

245. *Pollock and Romanes*, On Indications of the Sens of Smell in Actiniae. Journ. Linnean Soc. Vol. 16. p. 474—76 u. Journ. R. micr. Soc. Vol. 2. p. 635. (Auszug.)

246. *Porter*, Experiments with the Antennae of Insects. Amer. Natural. Vol. 17. p. 1235. Zool. Jahresber. 1883.

247. *Prouho, H.*, Du sens de l'odorat chez les étoiles de mer. Compt. rend. t. CX. p. 1343—1346.

248. *Quatrefages, A.*, Mémoire sur la famille des Polyophthalmiens. Ann. Sc. Nat. (3) tome 13 (1850) p. 14.

249. *Ramdohr*, Über das Geruchs- und Gehörorgan der Biene. Magazin der Gesellschaft naturf. Freunde in Berlin 1811.

250. *Ranke, J.*, Beiträge zur Lehre von den Übergangssinnesorganen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25.

251. *Raschke, W.*, Die Larve von Culex nemorosus. Archiv f. Naturgesch. 53. Jahrg. Bd. I p. 155. 1887.

252. *Raspail, X.*, Sinnestäuschungen bei Insekten aus der Familie der Dytisciden. Bull. de la. soc. zool. France. t. 16. p. 202.

253. *Rath, O. vom*, Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.

254. — Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Inaug. Diss. Bonn 1886.

255. — Die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.

256. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Zool. Anz. XIV. Jahrg. 1891.

257. *Rehfeld, Hermann*, Beiträge zur Naturgeschichte niederer Crustaceen (Cyclopiden und Cypriden). Dissertation, Jena 1884.

258. *v. Reichenau, W.*, Welche Bedeutung haben die geweihartigen Kiefer und Hörner der Blatthornkäfer. Kosmos Bd. 4. 1878—79, p. 56.

259. *Reichenbach, H.*, Allgemeines über Sinnesorgane. Vortrag. Bericht üb. d. Senkenberg. naturf. Ges. 1878—79 p. 127—156.

260. *Reukorgaan* der Insecten; door [Pieter] H[arting] in

Album der natuur. 1879. (Wetensch. bijblad) p. 71. (Nach Wolff „d. Riechorgan d. Biene.").
261. *Reuter, Enzio,* Über den „Basalfleck" auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888. p. 500—503.
262. *Reuter,* Beiträge zur Untersuchung des Geruchssinnes. Zeitschrift f. klinische Medizin. Bd. 22. 1893.
263. *Richard,* Action de la cocaine sur les invertébrés. Comptes rendues de l'acad. d. sc. 1885.
264. *Robineau-Desvoidy,* Sur l'usage des antennes chez les insectes. Ann. Soc. ent. France. Tom. XI. 1842.
265. *Romanes, G. J.,* Prof. Eimer on the Nervous System of Medusae. Nature. Vol. 17. 1878. p. 200.
266. — The Physiology of the Nervous System of Medusae. (Abstract). Proc. Roy. Instit. of Great Britain. Vol. 8. (1875—78). 1879. p. 166—177.
267. *Romanes and Ewart,* Observations on the Physiology of Echinodermata. Jour. of Linnean Soc. Vol. 17. p. 131—137.
268. *Rösel,* Insektenbelustigungen. 1746.
269. *Rosenthal,* Über den Geruchssinn der Insekten. Reil's Archiv f. Physiol. Bd. 10. 1811. p. 427.
270. *A rovarok,* szaglásáról. (H. G.) Term. Tud. Kökl. 6. Köt. 1874. p. 426—427. Über d. Geruchsorgan d. Insekten.
271. *Ruland, F.,* Über die antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46.
272. *Saint-Loup, R.,* Sur les fossettes céphaliques des Nemertes. Compt. rend. tome CII. 1887. p. 1576.
273. *Salensky, W.,* Über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. („Riechorgan" der Salpen erwähnt.)
274. *Sarasin, P. B.,* Über 3 Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Pulmanaten. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg Bd. 6. 1883.
275. *Sazepin,* Über den histol. Bau und die Verteilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriapoden. Mém. de l'acad. impér. d. sc. de St. Pétersbourg 1884.
276. *Scarpa,* Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu. Mediol. 1795. §. XVI. p. 78.
277. *Scharff, R.,* On the Skin and Nervous System of Priapulus and Halicryptus. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 25. 1885.
278. *Schelver,* Versuch einer Naturgeschichte der Sinneswerkzeuge bei den Insekten und Würmern. Göttingen 1798.
279. *Schiemenz,* Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen nebst einem Anhang über das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXVIII. 1883.
280. *Schimkewitsch,* Sur un organ des sens des Araignées. Zoolog. Anz. VIII. Jahrgang Nro. 201. 1885.
281. *Schulze, F. E.,* Über die Nervenendigungen in den sog. Schleimkanälen der Fische etc. Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1861.
282. — Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 12.
283. — Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. M. Schulze's Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 6. 1870.
284. *Sède de Liéoux, P. de,* Recherches sur la ligne latérale des Poissons osseux. Thèses, Paris 1884. p. 71.
285. *Semper, C.,* Beiträge zur Anatomie u. Histiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1856. Bd. 12.
286. *Sergi, G.,* Ricerche su alcuni Organi di senso nelle antenne delle Formiche. Riv. Filos. scient. Milano 1891.
287. *Serres, Marcel de,* De l'odorat et des organes qui paraissent en être le siège chez les Orthoptères. Annales du Muséum. XVII. 1811.
288. *Sheppard, H. J.,* On Antennae. Abrtr. of Proc. a. Trans. Bedfordshire. Nat. Hist. Soc. (for the years 1877—81.) 1882. p. 120—121.
289. *Shore, L. E.,* A contribution to our knowledge of taste sensations. Journ. of. Physiol. XIII 3 u. 4. p. 19.
290. *Simroth, H.,* Entwicklung d. Sinnesorgane im Tierreiche in: Zeitschr. f. d. gesamt. Naturw. 51. Bd. (3 F. 3. Bd.) 1878 p. 388—391.
291. — Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Z. f. Wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
292. — Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. ibid. Bd. 26. 1876.
293. — Anatomie von Parmacella Olivieri. Jahrb. D. Mal. Ges. 10. Jahrg. 1885.
294. — Über das Geruchsorgan der Parmacella Olivieri. Zool. Anz. V. p. 472.
295. *Slater, J. W.,* The Seat of the Sense of Smell in Insects. in: Entomologist. Vol. 11. 1878. p. 233.
296. — Über die Funktion der Antennen bei den Insekten. Froriep's Notizen. III. Nro. 155. 1848.
297. *Slósarski, A.,* Zmysl powonienia u owadów. in: Zdrowie. T. II. 1879. p. 8—11. Der Geruchssinn bei d. Insekten.
298. *Sochaczewer, D.,* Das Riechorgan der Landpulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1881.
299. *Soulier,* Quelques considérations sur les fonctions des antennes des insectes. in: Congrès scientif. de France. Sess. XIV, tenue à Marseille. 1846.
300. *Spangenberg, Fr.,* Zur Kenntnis von Branchipus sta-

gnalis. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 25. Suppl.
301. *Spengel, J. W.*, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35.
302. *Stahl*, Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitung. 1884.
303. *Stannius, H.*, Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
304. *Steiner, J.*, Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Zweite Abteilung: Die Fische. 1888.
305. *Thiele, J.*, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49.
306. — Ein neues Sinnesorgan bei Lamellibranchiern. Zool. Anzeig. Jahrg. 10.
307. *Todaro, F.*, Sopra gli organi del gusto degli Eteropodi. Communicazione preliminare. Transunti Accad. Lincei (3). Vol. 3. 1879.
308. — Gli organi del gusto etc. dei Selaci. Ricerche fatte nel Labor. di Anatomia etc. di Roma. Roma. 1873.
309. *Tourtual*, Die Sinne des Menschen. 1827. (Erster Versuch mit riechenden Flüssigkeiten.)
310. *Treviranus*, Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. II. Bremen 1817. p. 150.
311. *Trouvelot, L.*, The use of the antennae in Insects. Americ. Naturalist. Vol. 11. 1877. p. 193. 196. Referat in „Naturforscher“ 10. Jahrg. 1877. p. 268.
312. *Varigny*, Notes sur l'action de l'eau douce, de la chaleur, et de quelques poisons sur le Beroë ovatus. Compt. rend. de la. Soc. Biol. Paris t. 3. 1886.
313. *Velten, C.*, De sensu olfactus gasteropodum. Dissertat. Bonn. 1865.
314. *Vejdowsky, F.*, System und Morphologie der Oligochäten. Prag. 1884. (p. 18.).
315. — Vorläufige Mitteilungen über fortgesetzte Oligochätenstudien. Zool. Anz. Jahrgang 1879. p. 184.
316. — Vorläufiger Bericht über die Turbellarien der Brunnen von Prag. etc. Sitz. Ber. Böhm. Ges. Wiss. Prag. 1879. p. 501.
317. *Viallanes, H.*, Note sur les terminaisons nerveuses sensitives des Insectes. Bull. Soc. Philomath. Paris 1882. 7. Sér. t. 6. p. 94. 98.
318. *Vogt, C. et Yung, E.*, Traité d'Anat. comp. p. 781. (Riechorgan der Schnecken.)
319. *Vosseler, J.*, Die freilebenden Copepoden Württembergs und angrenzender Gegenden. Dissert. Tübingen 1886.
320. *Wassmann, E.*, Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Centralblatt IX. Nro. 10. 1890.
321. — Zur Bedeutung der Fühler bei Myrmedonia. ibid. XI. Nro. 1. 1891.
322. *Weber*, Über das Geschmacksorgan der Karpfen. Meckel's Archiv f. Anatomie 1827. p. 309.
323. *Weber, E. H.*, Über den Einfluss der Erwärmung und Erkältung der Nerven auf ihr Leitungsvermögen. Arch. Phys. Dub.-Reymond. 1847.
324. *Weinland, E.*, Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1890.
325. *Weismann*, Über Leptodora hyalina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII. 1874.
326. *Whitman, C.*, External Morphology of the Leech. Proc. Amer. Acad. Boston. Vol. 20. 1884. p. 76—87.
327. — The Leeches of Japan, Part. I. Q. Jour. Micr. Sc. (2) Vol. 26. 1886. p. 392—410.
328. — The segmental sens-organs of the Leech. Americ. Naturalist. Vol. 18.
329. *Will*, Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1885.
330. *Winther, H.*, Udvendige Smagspapille hos Gobius niger. Nat. Tidsskrift. 9. Bd. 1874.
331. *Witlaczil, G.*, Die Anatomie der Psylliden (Hemiptera.) Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 42. (Antennengruben mit einer Haut überspannt, daher wohl kaum Riechorgane.)
332. *Wolff*, Das Riechorgan der Biene. Nova acta der kaiserl. Leop. Carol. Akad. Bd. XXXVIII, 1875.
333. *Wonfor, T. W.*, The Antennae of Insects. in: Science. Gossip. 1874. (1875) p. 29—31.
334. *Zincone, A.*, Osservazioni anatomiche su di alcune appendici tattili dei pesci. Rend. Accad. Napoli. Vol. 15. 1878.
335. *Zuckerkandl, E.*, Über das Riechcentrum. Stuttgart 1887.

Erklärung der Tafeln.

Die Vergrösserungsangaben sind annähernde.

Fig. 1. Ein Fühlerglied von *Dytiscus marginalis*, frisch in 0,6 $^0/_0$ NaCllösung untersucht. Vergr. 60. a) Die um das distale Ende in der Zahl von etwa 5 herumstehenden grossen Grubenkegel. b) Die kelchförmigen Organe. c) Haupttrachea.

Fig. 2. Unterkiefer mit innerem und äusserem Kiefertaster von *Acilius sulcatus* ♀. In Canadabalsam aufgehellt. Vergr. 60. a) Die Gruppen von Tastzäpfchen, b) die Reihe langer dünner Haare, c) kleine, d) grosse Grubenkegel (vergl. Fig. 15), e) Spitze des inneren Kiefertasters mit den Kegeln (vergl. Fig. 6), f) der eigentliche Kiefer.

Fig. 3. Unterlippentaster von *Acilius sulcatus*, in Canadabalsam. Vergr. 60. a—e wie in voriger Figur. e,) Der grosse Grubenkegel von Fig. 10, der durch einen Zapfen von der Form der Figur 11 ausnahmsweise vertreten sein kann, f) die Gruppe von „Gruben ohne Kegel."

Fig. 4. Tasterspitze von *Acilius sulcatus* (Lippentaster) mit den 2 Feldern a und b von Tastzäpfchen (vergl. Fig. 8) Canadabalsam; Vergr. 200, c) die Reihe der langen Haare.

Fig. 5. Spitze des Unterkiefers und inneren Kiefertasters („sensiblen Kiefers") der Larve von *Perla bicaudata*. Verg. 300. a) stumpfe Kegel (Wechselsinnesorgane des Geschmacks- und Tastsinnes.) b) Tasthaare, c) Gruben ohne Kegel.

Fig. 6. Spitze des inneren Kiefertasters (sensiblen Kiefers) von *Dytiscus marginalis*. Vergr. 700. Die Figur stellt einen optischen Schnitt vor.
a) spitzige, hohle Grubenkegel (Geschmacksorgane).
b) stumpfer, massiver Grubenkegel (Tastorgan).
c) Drüsenausführungsgänge.

Fig. 7. Grubenkegel vom Lippentaster von *Acilius sulcatus* ♀ (bei e in Fig. 3). Vergr. 750. a) Drüsenausführungsgänge.

Fig. 8. Einzelnes Tastzäpfchen von der Spitze des Lippentasters von *Dytiscus* (vergl. Fig. 4). Vergr 1000.

Fig. 9. Übergangsstelle zwischen erstem und zweitem Fühlergliede von *Acilius sulcatus*, aufgehellt. Vergr. 70. a, b die beiden Gruppen von Stiften, c) die Gruppe von blinden Gruben im Chitin.

Fig. 10, Fig. 11. Zwei Formen von Sinnesorganen, die bei einem und demselben Exemplar von *Acilius* die in Fig. 3 mit e,) bezeichnete Stelle auf je einem Lippentaster einnahmen. Fig. 10 ist die hier regulär vorkommende, Fig. 11 die Ausnahmsform. Vergr. 750.

Fig. 12. Die eine Hälfte des (inneren) Geschmacksorgans von *Dytiscus marginalis* mit Gaumenplatte und Gaumenzapfen (a). Verg. 40. b) Geschmacksgrubenkegel, c) Grubenhaare.

Fig. 13. Gaumenzapfen mit Schmeck- und Tastorganen von der Oberlippe von *Acilius sulcatus*. Vergr. 175.

Fig. 14. Ein Geschmacksorgan (Grubenkegel) von der Spitze des Gaumenzapfens von *Dytiscus*. Vergr. 350. a) Drüsenausführungsgang.

Fig. 15. Ein Tastorgan (massiver Grubenkegel) von der Seite des Gaumenzapfens von *Dytiscus*. Vergr. 500. a) Drüsenausführungsgang.

Fig. 16. Dasselbe von der Fläche aus gesehen. a a Die Mündung von 4 Drüsenausführungsgängen in der Grube.

Fig. 17. Ein Geschmacksgrubenkegel von der Gaumenplatte (Schmeckplatte Fig. 12) von *Dytiscus*. Vergr. 800.

Fig. 18. Übersichtsbild über die Mundteile der Larve von *Dytiscus*, zur Übersicht der Verteilung der „Gruben ohne Kegel" (vergl. Fig. 22, 23, 24.) Vergr. 12.
a) Fühler, b) Kiefertaster, c) Lippentaster, d) vorderer Kopfrand mit den ruderförmigen Haaren, e) Unterlippe, f) Kieferzangen, g) seitlicher Dorn des Kiefertasters, * Gruben ohne Kegel.

Fig. 19. Spitze des Kiefertasters von der *Dytiscus*larve. Vergr. 300.

Fig. 20. Spitze des Lippentasters der *Dytiscus*larve. Vergr. 300.

Fig. 21. Dorn vom Kiefertaster der *Dytiscus*larve mit Kegeln und einer Grube. Vergr. 100.

Fig. 22, 23, 24. Die 3 Hauptformen der rätselhaften „Gruben ohne Kegel“, wie sie bei der Dytiscuslarve vorkommen. Vergr. 300.

Fig. 22. Vom Ende des Basalgliedes der Antenne, (der Boden der Grube kuppelförmig gewölbt).

Fig. 23. Von der Basis desselben Antennengliedes (Boden der Grube schwach gewölbt.)

Fig. 24. Vom Basalgliede des Kiefertasters (Boden der Grube flach).

Fig. 25. Geruchskegel und zwei Fühlhaare von einem Längsschnitt des Fühlerkolbens der Blattwespe *Cimbex (Abia) sericea.* Vergr. 750.

Fig. 26. Geruchskegel von einem Fühlerlängsschnitt der Holzwespe *Sirex gigas* (vergl. Fig. 102.) Vergr. 750.

Fig. 27. Die Gruppe der Champagnerpfropfen (a) und Forel'schen Flaschen (b) von der Mitte eines Fühlergliedes von *Eucera longicornis,* halbschematisch. Vergr. 200. c Porenplatten (vergl. Fig. 112).

Fig. 28. Endglied des Fühlers der Gallwespe *Ibalia cultellator* mit den Porenplatten. Vergr. 120.

Fig. 29 und 30. Die Fühlerspitzen zweier *Braconiden* ♀ mit Porenplatten und Fühlhaaren. Der Endzapfen in Fig. 30 ist wohl kein Sinnesorgan, sondern nur ein besonders stark ausgebildetes zugespitztes Gliedende, wie es in geringerem Masse auch in Fig. 29 vorhanden ist. Vergr. 200.

Fig. 31. Fühlerspitze der Larve von *Silpha* mit einem blassen Kegel (a), zwei blassen Zapfen (b) und Fühlhaaren (c). Vergr. 200. (Typisch für Gestaltung der Larvensinnesorgane.)

Fig. 32. Fühlerspitze einer Raupe *(Mamestra pisi)* mit der langen Borste (a) (abgebrochen gezeichnet), dem Aufsatze (b) und den grossen (c) und kleinen (d) Geruchskegeln. Vergr. 160.

Fig. 33. Fühlerspitze von *Lampyris splendidula* ♀ mit den blassen Zapfen (a) und Kegeln (b) und Fühlhaaren. Verg. 250.

Fig. 34. Geruchsorgan (Grubenkegel) von *Gonopteryx rhamni* ♂ von einem Fühlerquerschnitt. Vergr. 500.

Fig. 35. Geruchsgrubenkegel von einem Fühlerquerschnitt von *Sphinx euphorbiae.* Vergr. 600.

Fig. 36. Geruchsgrubenkegel (gegen die Fühlerspitze geneigt) von einem Fühlerlängsschnitt einer ägyptischen Sphingide. Vergr. 600.

Fig. 37. Querschnitt durch ein Fühlerglied von *Sphinx euphorbiae.* Vergr. 80. Carminfärbung, a Geruchsgrubenkegel (Fig. 35), dazwischen Schutz- und Fühlhaare, b lange Fühlborsten, c Schuppen, d Trachea, ee die zwei Nervenstämme, e''' der Nervenzweig für das vom Schnitt getroffene Fühlerglied, in die Ganglion ausstrahlend, e'' Nervenzweig für's nächste, e' für's übernächste distale Glied, f knospenartige Bildungen im Epithel der schuppentragenden Seite des Fühlers.

Fig. 38 und 39. Längsschnitte durch ein Fühlerglied einer Sphingide. Vergr. 90 bezw. 70. Die Schnittrichtung verhält sich zu der des Querschnitts (Fig. 37) wie folgende Figuren zeigen:

Schnittrichtung bei Fig. 38

„ „ Fig. 39.

a Geruchskegel, dazwischen Schutzhaare und Fühlhaare, b lange Fühlborsten, c Endzapfen (Geruchsorgane), d Schuppen, e Nerv, e' Nervenzweig für das im Schnitt getroffene Fühlerglied, f Trachea.

Fig. 40. Schmeck- oder Tastzäpfchen von der Rüsselspitze von *Vanessa urticae.* Mit Alkohol erhärtet, in venetianischem Terpentin aufgehellt und eingeschlossen. Vergr. 1000.

Fig. 41. Ebensolches Zäpfchen mit Müller'scher Flüssigkeit behandelt. Vergr. 700.

Fig. 42. Endkegelchen des gleichen Zapfens. Vergr. 2500.

Fig. 43. Umwalltes Haar (Kegel) vom Rüssel von *Zygaena.* Vergr. 1000.

Fig. 44. Rüsselspitze von *Sphinx euphorbiae* mit dem in einer Grube stehenden Schmeckzäpfchen, und zwei umwallten Haaren. Mit Bergamottöl durchsichtig gemacht und in Canadabalsam eingeschlossen. Vergr. 250.

Fig. 45—58. Verschiedene Formen der Schmeck- und Tastzäpfchen von Schmetterlingsrüsseln. Vergr. 450

Die Zahl, welche im folgenden nach dem Namen steht, gibt die ungefähre Zahl der Zapfen auf jeder Rüsselhälfte an.

Fig. 45. *Argynnis Paphia* (15), Fig. 46. *Vanessa polychloros* (100).

Fig. 47. *Vanessa urticae* (60), Fig. 48. *Melanagria Galathea* (20).

Fig. 49. *Gonopteryx rhamni* (8 an der Spitze, weitere über den Rüssel zerstreut.) Fig. 50. *Pieris napi* (15—20.)

Fig. 51. *Sphinx euphorbiae* (über den Rüssel zerstreut).

Fig. 52. *Plusia gamma* (15—20). Fig. 53. *Agrotis pronuba* (110—120).)

Fig. 54. *Biston betularius* (60). Fig. 55. *Zygaena filipendulae* (über den Rüssel verstreut). Fig. 56. *Smerinthus ocellatus* (in geringer Zahl auf dem rudimentären Rüssel).

Fig. 57. *Arctia caja* (20—25). Fig 58. *Pygaera bucephala* (16).

Fig. 59. Fühler eines *Physopoden (Heliothrips?).* Vergr. 200. aa Riechzapfen.

Fig. 60. Ende einer Fühlerfieder eines Spinners (*Orgyia gonostigma* ♂) mit den Sinnesorganen: a Endzapfen (Riechorgan?), b Geruchsgrubenkegel, c Fühlhaar, d haarartige Schuppen. Vergr. 30.

Fig. 61. Ein Kegel vom Vorderrande der Unterlippe der Larve von *Perla,* ein Sinnesorgan vortäuschend, in Wirklichkeit nur eine Chitinerhebung. Vergr. 300.

Fig. 62 und 63. Entsprechende Fühlerglieder der Larve bez. der Imago von *Perla bicaudata.* Vergr. 300. a platte, ruderförmige Haare, b kleine Grubenkegel, c Büschel von Haaren (einen Grubenkegel umschliessend?)

Fig. 64. Distaler Rand eines Fühlergliedes nahe der Basis des Fühler von der *Perla*-Larve. Vergr. 150. a platte Haare, b gewöhnliche Fühlhaare. c wie in Fig. 62.

Fig. 65. Sinnesorgan (Geruchs- und Geschmacksorgan) vom Unterkiefer der Raupe *Antherea Pernyi* (Atlasspinner). Vergr. 500.

Fig. 66. Zwei Riechorgane und drei Fühlhaare vom Fühler von *Culex pipiens* ♂ Vergr. 1000.

Fig. 67. Spitze der Stachelscheide von *Notonecta* (jung). Vergr. 100. Die Seitenteile etwas von einander gedrängt, sodass der Zapfen b und der Stachel a sichtbar wird. Bei c sitzen die Geschmacksgrubenkegel Fig. 68.

Fig. 68. Geschmacks- und Tastkegel von der Stachelscheide (Fig. 67) von *Notonecta.* Vergr. 500.

Fig. 69. Gruppe von Sinnesorganen von der Stachelscheide einer Baumwanze. a Tastzäpfchen, b Fühl- oder Tasthaare, c Geschmackskegel. Vergr. 400.

Fig. 70. Grubenkegel vom Fühler von *Forficula auricularis,* im optischen Schnitt, seitliche Öffnung der Grube nicht sichtbar. Vergr. 850.

Fig. 71—87. Geschmacksorgane am Gaumen der Insekten. Die Geschmacksgrubenkegel, meist wie in Fig. 17 aussehend, sind in den folgenden Figuren (auch 88, 89) durch schwarze Punkte markiert und dadurch mehr hervorgehoben, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Die Vergrösserung ist bei Fig. 71 eine 25fache, sonst etwa 15fach.

Fig. 71. *Acilius sulcatus* (vergl. Fig. 12).

Fig. 72. *Carabus auratus.* Fig. 73. *Staphylinus caesareus.*

Fig. 74. *Creophilus maxillosus.* Fig. 75. *Cicindela hybrida.*

Fig. 76. *Lamia textor.* Fig. 77. *Silpha atrata.*

Fig. 78. *Strangalia quadrifasciata.* Fig. 79. *Geotrupes silvaticus.*

Fig. 80. *Cetonia aurata.* Fig. 81. *Melolontha vulgaris.*

Fig. 82. *Aeschna cyanea.* Fig. 83. Deren Larve (3 cm lang).

Fig. 84. *Ascalaphus italicus.* Fig. 85. *Locusta viridissima.*

Fig. 86. *Acridium caerulescens.* Fig. 87. *Naucoris cimicoides.*

Fig. 88. Zunge (mit Nebenzungen) von *Vespa vulgaris.* Vergr. 30, mit den Geschmacks- (oder Tast-?) Haaren aa, und den Geschmackskegeln b.

Fig. 89. Zunge von *Aeschna,* von oben gesehen. Vergr. 18. a und b Gruppen von Geschmackskegeln.

Fig. 90. Spitze der langen Antenne eines jungen, der Bruttasche der Mutter entnommenen *Oniscus murarius* mit dem pinselförmigen Sinnesorgan. Kerntärbung mit Hämatoxylin. Vergr. 250.

Fig. 91. Spitze einer Antenne eines *Talitrus* (Sandhüpfer) mit dem pinselförmigen Sinnesorgane, Alauncarmin. Vergr. 250.

Fig. 92. Spitze der kurzen (inneren) Antenne von *Asellus aquaticus* mit dem Schmeckzapfen (a), den Tastborsten (b) und dem Pinselhaare (c). Vergr. 500.

Fig. 93 und 94. Fühlerspitzen von *Asellus aquaticus* und *cavaticus* (beide gleich gross) zur Vergleichung der Grösse der Leydig'schen blassen Kolben (a). Vergr. 130.

Fig. 95. Ein Fühlerglied von *Caprella*. Vergr. 150.

Fig. 96 und 97. Fühlerglieder von *Gammarus* und *Niphargus* (beide gleich gross) zur Vergleichung der Grösse der Leydig'schen blassen Kolben (a). Vergr. 250.

Fig. 98. Fühlerquerschnitt von *Dytiscus marginalis* mit Hämatoxylin diffus gefärbt. Vergr. 250.
a Trachea, b Nerv, b' Nervenzweig für das nächste Fühlerglied, c Ganglien, d Blutgefäss, e kelchförmige Organe.

Fig. 99. Fühlerquerschnitt von *Vespa vulgaris* ♂ mit Hämatoxylin diffus gefärbt. Vergr. 150.
a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Geruchskegel, e Porenplatten, f Champagnerpfropfenorgan (Grubenkegel).

Fig. 100. Längsschnitt eines Fühlergliedes von *Vespa vulgaris* ♂ etwas schwächer vergrössert als Fig. 99. Die Bezeichnungen sind dieselben.

Fig. 101. Querschnitt durch ein Fühlerglied von *Eucera longicornis*, Kernfärbung mit Hämatoxylin. Vergr. 150.
a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Blutgefäss, e Porenplatten (vergl. Fig. 112), f Champagnerpfropfen, g Forel'sche Flaschen.

Fig. 102. Querschnitt durch ein Fühlerglied von *Sirex gigas* ♀, diffuse Hämatoxylinfärbung. Vergr. 150.
a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Blutgefäss, e spitzige Kegel in flacher Grube, f stumpfe Grubenkegel (Geruchskegel, vergl. Fig. 109 a und b).

Fig. 103. Querschnitt durch ein Fühlerglied einer kleinen Hummel (*Bombus* ♂) Hämatoxylinfärbung. Vergr. 150.
a Trachea, b Nerv, c Ganglion, d Blutgefäss, e Porenplatten.

Fig. 104. Querschnitt durch ein Fühlerglied einer Schlupfwespe (*Cryptus*). Bezeichnungen a—e wie bei Fig. 103, f gekrümmte Geruchskegel (vergl. Fig. 114, 115). Vergr. 150.

Fig. 105. Querschnitt durch den Fühlerkolben von *Gonopteryx rhamni* ♂, Hämatoxylinfärbung. Vergr. 150.
a Geruchsgrubenkegel, b Schuppen (meist ausgefallen).

Fig. 106. Halbschematische Darstellung der Antennalsinnesorgane vom Maikäfer ♂, Hämatoxylinfärbung. Vergr. 300.
a kuppelförmiges, b schüsselförmiges Organ, e kleine Kuppel, f, g Übergänge zwischen e und b, c Grubenhaar, d Grubenkegel.

Fig. 107. Geruchskegel (a) und Fühlhaar (b) vom Fühlerlängsschnitt von *Meloë violacea*, Hämatoxylin. Vergr. 1000.

Fig. 108. 3 kelchförmige Organe zum Fühlerquerschnitt von *Dytiscus marginalis*, Hämatoxylin. Vergr. 1000; bei a ist der hyaline Kelchinhalt ausgefallen.

Fig. 109. Stumpfer (a) und spitziger (b) Grubenkegel vom Fühlerquerschnitt von *Sirex gigas*. Vergr. 700, (vergl. den Längsschnitt Fig. 26 und das Übersichtsbild Fig. 102).

Fig. 110. 3 Sinnesorgane auf einem Fühlerquerschnitt von *Vespa vulgaris* ♂, Hämatoxylin. Vergr. 800, a Champagnerpfropfen (Grubenkegel), b Kegel, c Porenplatte, d Schutzhaare.

Fig. 111. Dasselbe von *Polistes gallica* ♀. a Porenplatte, b Kegel, c blasser Zapfen (selten!), d Fühlhaare, e Schutzhaare.

Fig 112. Porenplatte von einem Fühlerquerschnitt von *Eucera longicornis* (vergl. das Übersichtsbild, Fig. 101); reine Kernfärbung mit Hämatoxylin. Vergr. circa 1000.

Fig. 113. Porenplatte von *Bombus*, mit zwei Fühlhaaren. Vergr. 1000.

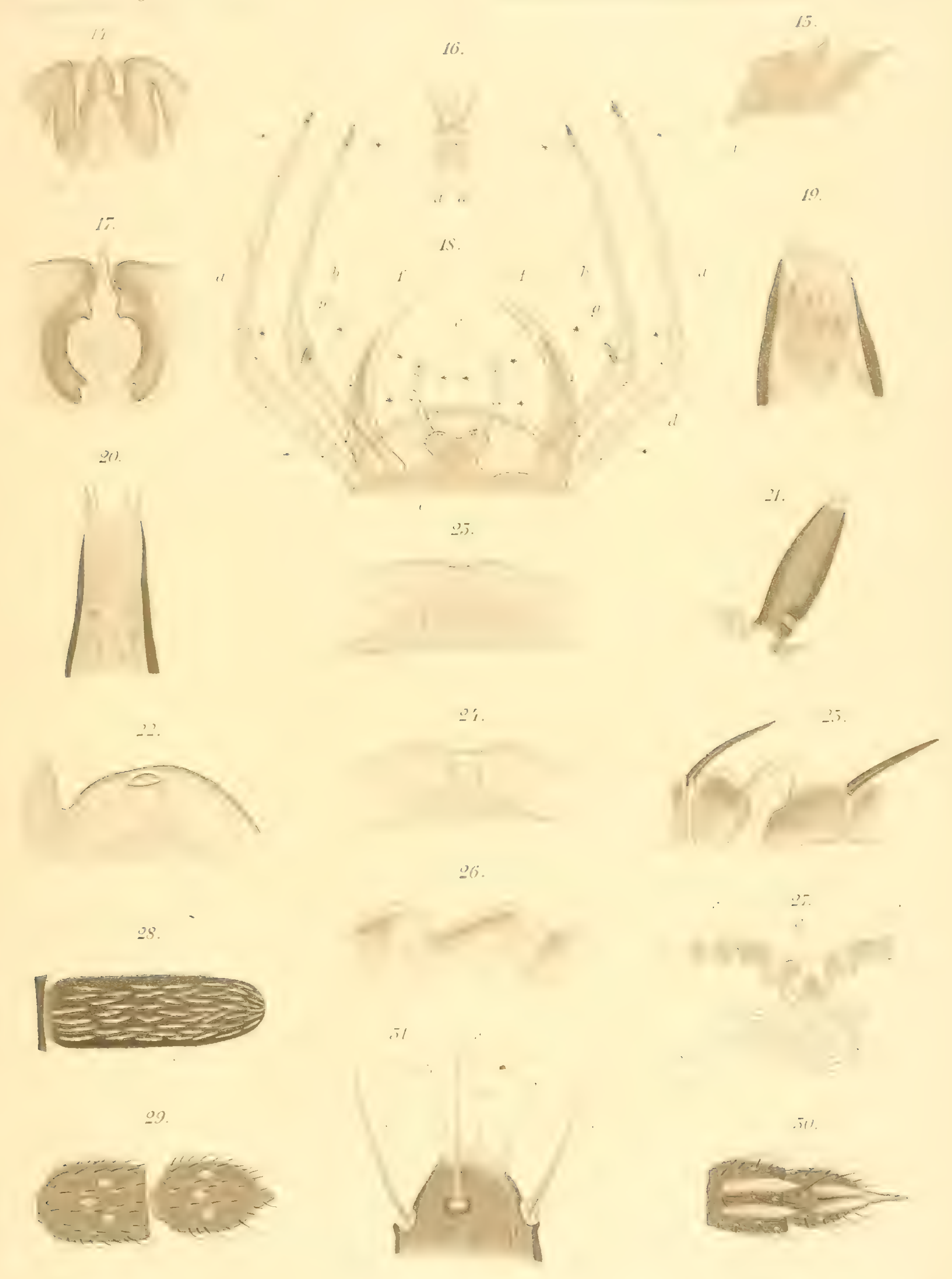
Fig. 114. Geruchskegel von *Cryptus*, vom Fühlerquerschnitt; diffuse Hämatoxylinfärbung, Verg. 1000; daneben Schutzhaare.

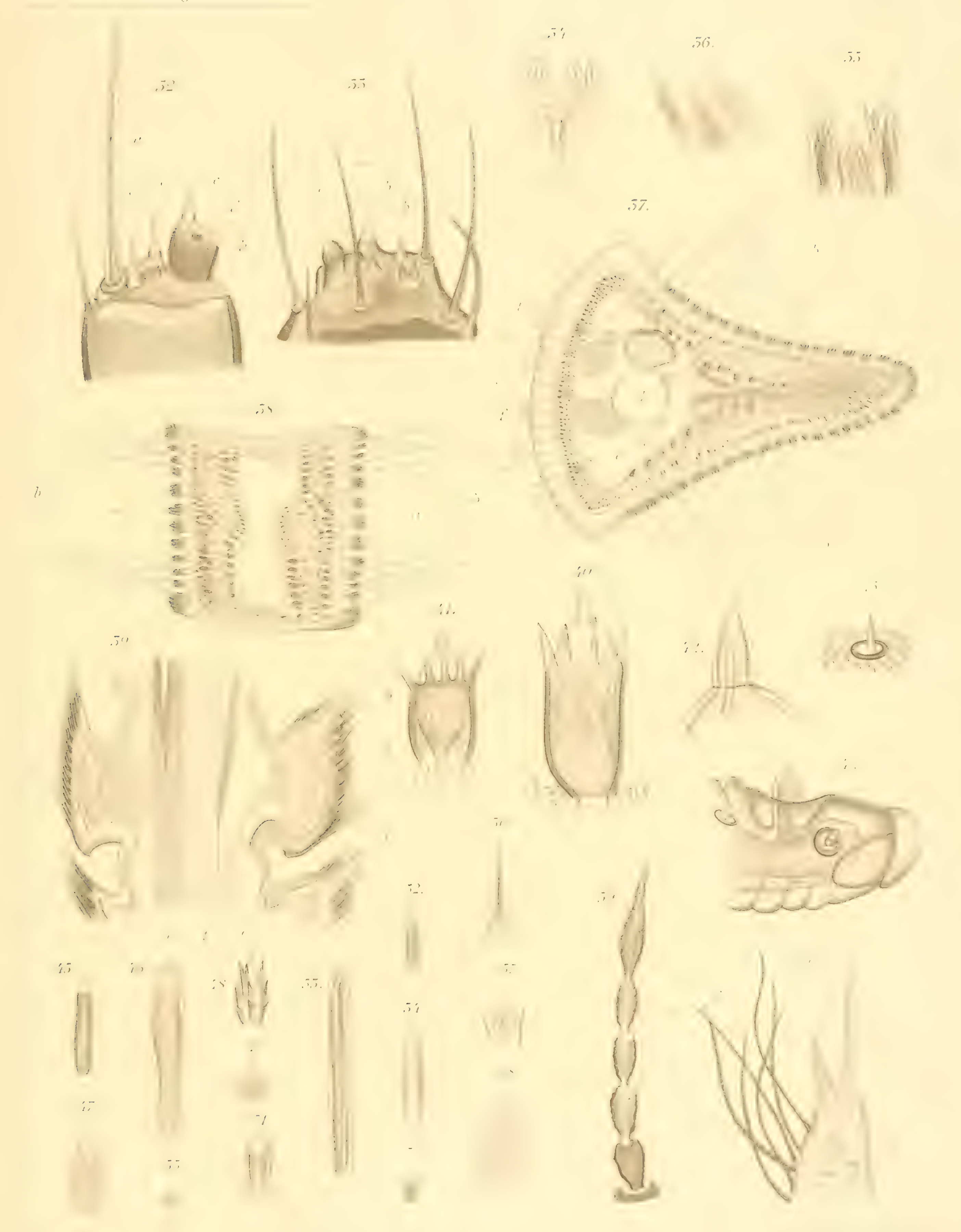
Fig. 115. Dasselbe vom Fühlerlängsschnitt.

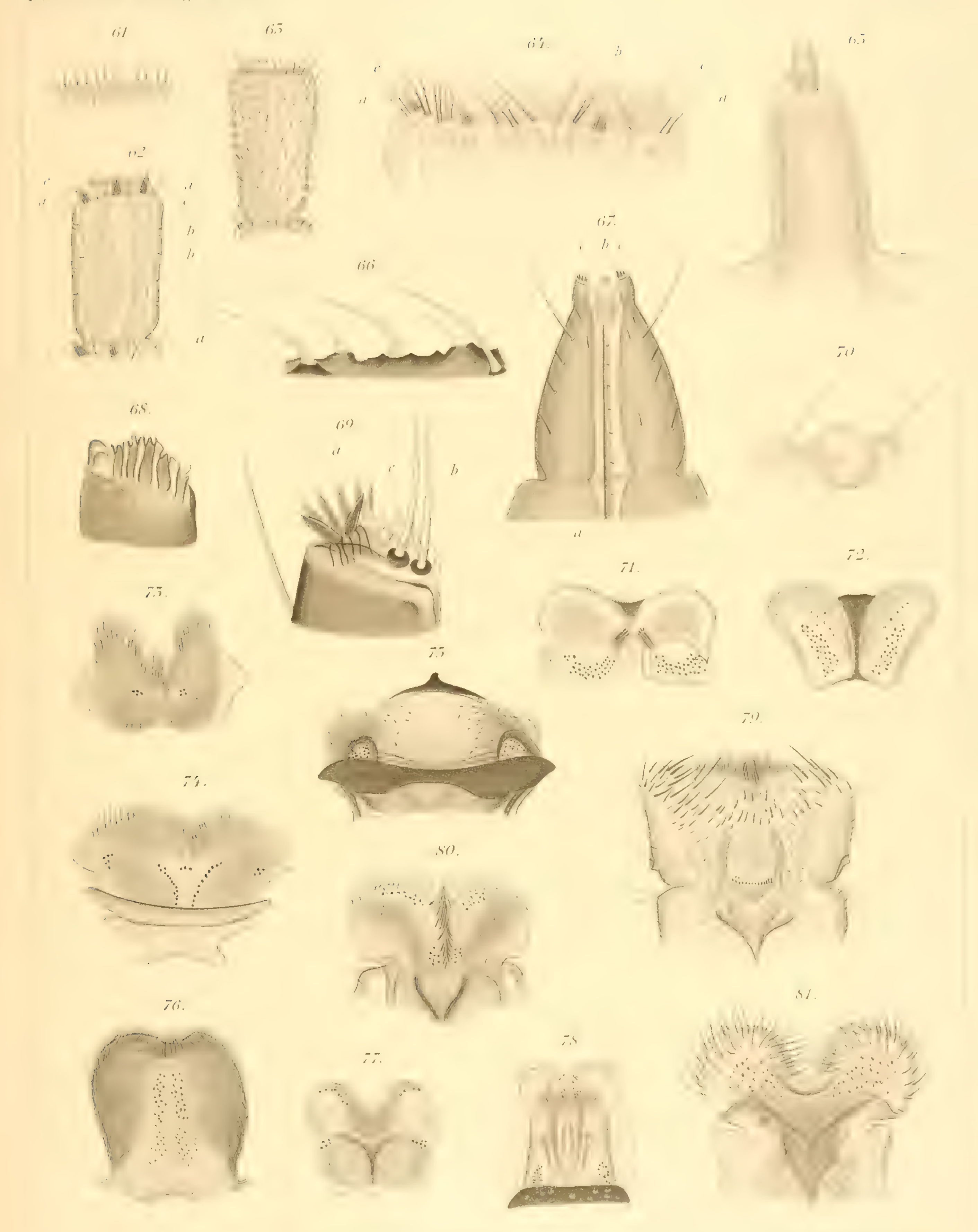
Fig. 116. Zwei Porenplatten vom Fühlerquerschnitt von *Cryptus*, Hämatoxylin. Vergr. 1000. Bei a ist der Porenkanal getroffen, bei b nicht; die Porenplatte b ist nahe ihrem Ende durchschnitten, a in der Mitte ihrer Länge, c Schutzhaare.

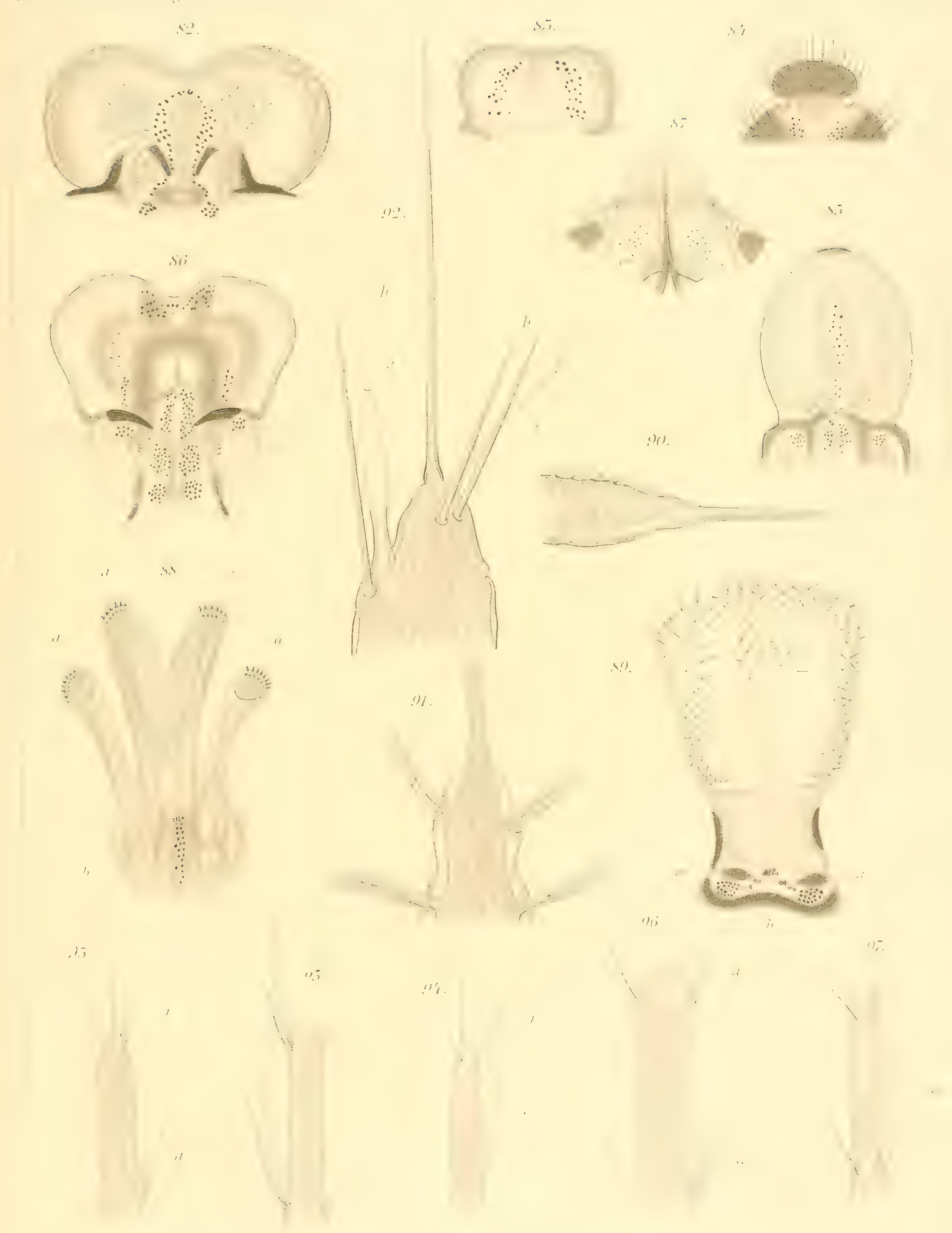
Fig. 117. Drei Geruchsgrubenkegel von Fühlerkolben von *Vanessa Jo*. diffuse Hämatoxylinfärbung. Vergr. 250. a zeigt die häufigste Form dieser Organe, b und c sind spärlicher auftretende Formen.

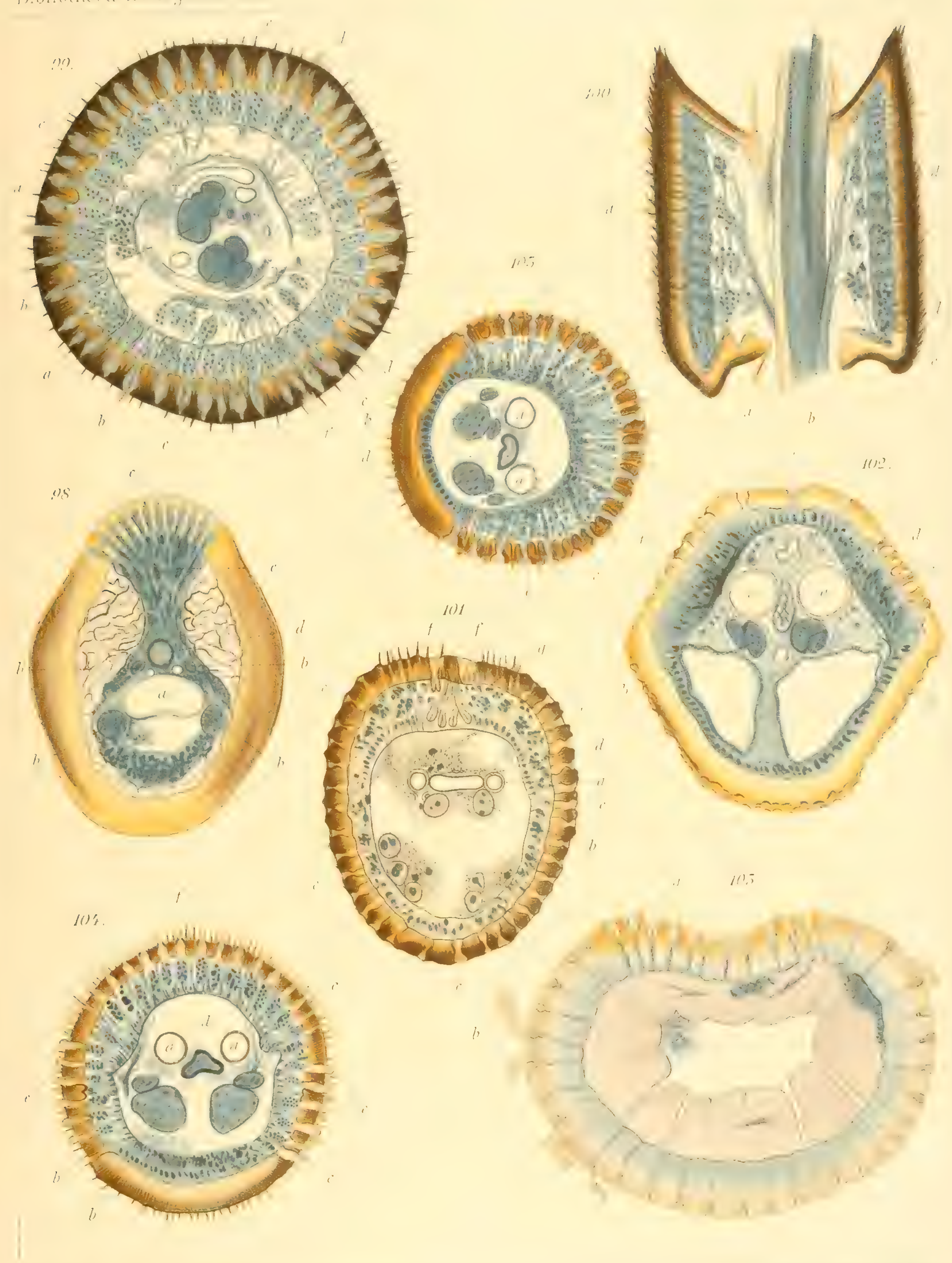


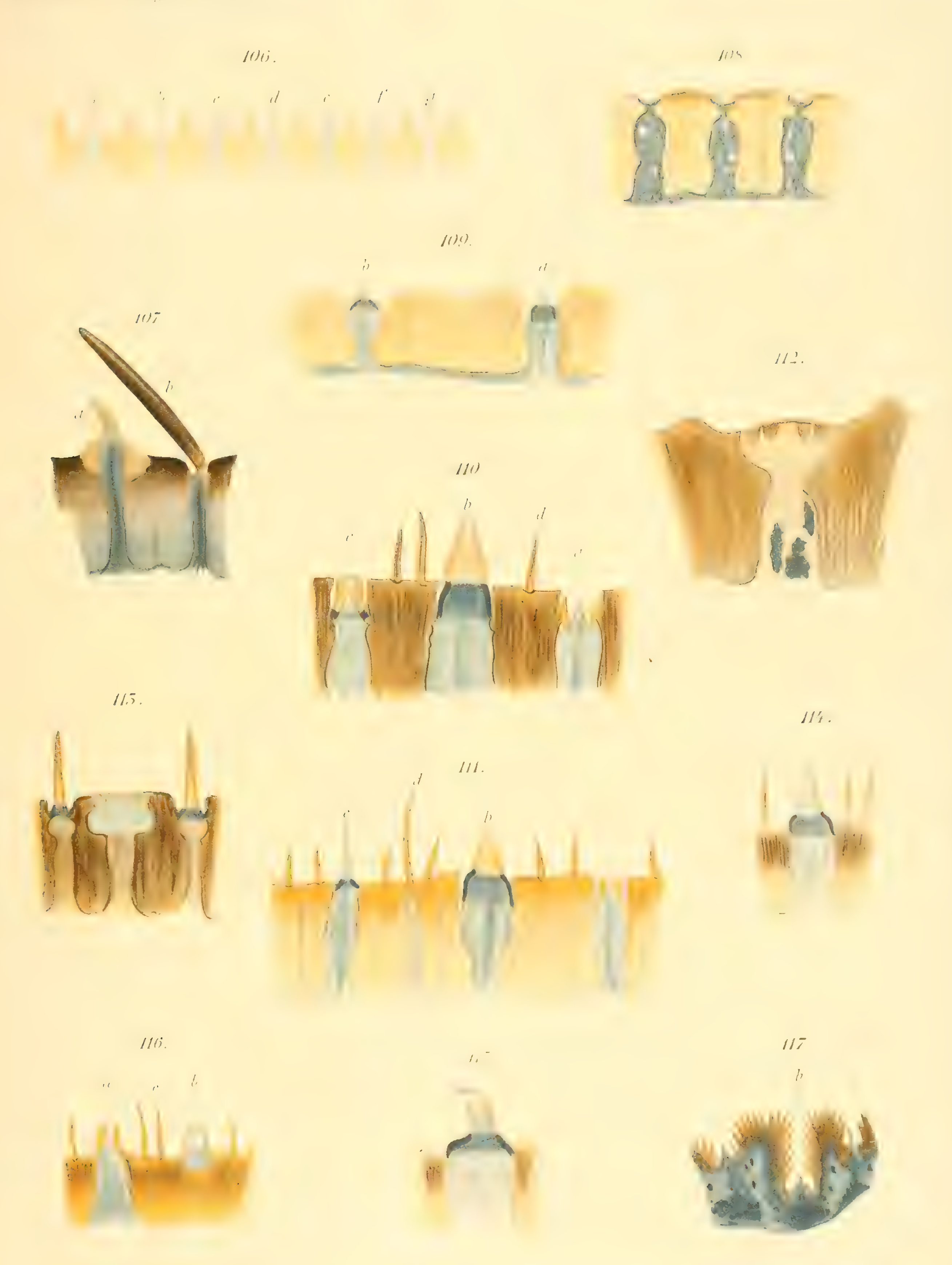

14.
16.
15.
17.
18.
19.
20.
21.
23.
22.
24.
25.
26.
27.
28.
31
29.
30.




61
63
64.
65
62
66
67.
68.
69
70
71.
72.
73.
75
79.
74.
80.
76.
77.
78
81.


82.
83.
84.
85.
86.
87.
88.
89.
90.
91.
92.
93.
94.
95.
96.
97.


99.
100
103
98
101
102.
104.
105


106.
108.
109.
107
110
112.
113.
111.
114.
116.
117



FESTBAND

ZUR FEIER DES

FÜNFZIGJÄHRIGEN DOKTORJUBILÄUMS

AM 13. DEZEMBER 1895

RUDOLPH LEUCKART

GEWIDMET

VON

CARL CHUN UND ERWIN NÄGELE



BIBLIOTHECA ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesammtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Rud. Leuckart in Leipzig. und Dr. Carl Chun in Breslau.

Heft 19.

Carl Chun.

ATLANTIS.

Biologische Studien über pelagische Organismen.

Mit 20 Farbentafeln und 22 Holzschnitten.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1896.

Atlantis.

Biologische Studien über pelagische Organismen

von

CARL CHUN.

Mit 20 Farbentafeln und 22 Holzschnitten.

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1896.

Druck von A. Bonz' Erben in Stuttgart.

Vorwort.

Die vorliegenden Untersuchungen verdanken ihre Entstehung einem Aufenthalte auf den Canarischen Inseln, welcher mir durch die Liberalität der K. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom Herbst 1887 bis zum Frühjahre 1888 ermöglicht wurde. Wenn auch meine Aufmerksamkeit vorwiegend durch das Studium der Siphonophoren in Anspruch genommen wurde, welche mich namentlich von Januar an durch ihr reichliches Erscheinen fesselten, so habe ich doch nicht versäumt, das periodische Auftreten anderer pelagischer Organismen in Betracht zu ziehen und meine Wahrnehmungen in einem Reiseberichte niederzulegen (Sitzungsber. der Akad. der Wissensch., Berlin 1888 und 1889).

Manch' köstlichen Fund verdanke ich der Anwendung pelagischer Tiefen- und Schliessnetze, welche ich durch die liebenswürdige Zuvorkommenheit der Herren Woermann und Bohlen von dem Dampfer „Lulu Bohlen" aus in grössere Tiefen versenken durfte. Gefesselt durch den bizarren Habitus mancher in der Tiefe und an der Oberfläche erbeuteter Larvenformen und ausgebildeter Organismen suchte ich mir über den feineren Bau derselben Aufschluss zu verschaffen. Ich bin mir des bescheidenen Werthes von Untersuchungen wohl bewusst, welche theilweise mehr zur eigenen Belehrung, denn mit der Absicht einer Veröffentlichung unternommen wurden. Damit denn auch der Leser nicht mehr erwarte, als ich nach Lage der Sache zu bieten vermag, so gestatte ich mir einen kurzen Ueberblick über den Inhalt der einzelnen Kapitel zu geben.

Bekanntlich suchten Metschnikoff und Haeckel den Bau der Siphonophoren auf die reizvollen knospenden Anthomedusen zurückzuführen. Meine Bemühungen, an den Canarischen Inseln proliferirende Medusen zu erbeuten, schlugen leider fehl und so musste ich zum Zwecke einer eingehenderen Prüfung auf ältere Beobachtungen zurückgreifen, welche ich an mediterranen Sarsiaden des Porto Conte auf der Insel Sardinien angestellt hatte. Das bei dieser Gelegenheit constatirte Knospungsgesetz gab mir Veranlassung, auch die atlantischen Vertreter knospender Margeliden in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Durch die Bemühungen von Dr. Hartlaub, welcher mir in mehreren Sendungen ein wohl conservirtes Material der *Rathkea octopunctata* und *Lizzia Claparèdei* von Helgoland zukommen liess und durch einige Präparate der *Sarsia gemmifera*, welche Dr. Vanhöffen in der Kieler Bucht erbeutet hatte, wurde ich in den Stand gesetzt, nicht nur das Knospungsgesetz der Sarsiaden an einer zweiten Art bestätigt zu finden, sondern auch jenes der Margeliden klar zu legen. Gleichzeitig ergab sich eine so eigenartige Anlage der Margelidenknospe, dass ich nach einigem Zögern mich entschloss, auch die hierauf bezüglichen Beobachtungen zu veröffentlichen.

Canarischen Funden gilt das zweite Kapitel. Es behandelt Holothurienlarven, welche nicht nur die grössten, bis jetzt beschriebenen Echinodermenlarven darstellen dürften, sondern auch durch die merkwürdige Gestalt ihres Arabeskensystemes von Wimperschnüren und durch manche Eigenthümlichkeiten in ihrer inneren Organisation die Aufmerksamkeit nicht minder fesseln, als jene prächtigen Tornarien, welche ich früherhin von den Canarischen Inseln beschrieb. Da ich an ihnen auch Aufschlüsse über die Anlage der Kalkrädchen erhielt, so wollte ich meine Beobachtungen über die Bildung der Skelettheile bei Echinodermen um so weniger zurückhalten, als sie einen Entwicklungsmodus kennen lehren, der den herrschenden mechanischen Theorien über Skelettbildung wenig günstig sein dürfte.

Unter die auffälligsten Formen von Crustaceenlarven gehören jene bizarren Lepadennauplien, welche wir durch Dohrn und Willemoes-Suhm unter dem Namen „*Archizoëa*“ kennen lernten. Da ich von diesen Larven drei verschiedene Arten theils an der Oberfläche vor Orotava, theils in grösseren Tiefen des Atlantischen Oceans und des Mittelmeeres erbeutete, so habe ich sie in einem eigenen Kapitel eingehender geschildert. Repräsentiren sie doch unter den Nauplien wahre Riesen, welche Schwanzstachel von anderthalb Centimeter Länge aufweisen und zudem in instruktiver Weise lehren, wie die späteren Cypris-Puppen der Cirripedien innerhalb des Nauplienkörpers angelegt werden. Indessen hoffe ich auch über den Bau der inneren Organe — namentlich über die Ausbildung des Nervensystemes — Neues bieten zu können. Die auffällige Verschiedenheit in der Gestaltung des Nauplius und der aus ihm schlüpfenden Cypris-Puppe gab dann Veranlassung, die biologische Eigenart beider Larvenformen zu erörtern und daran anknüpfend die Anpassungen an das Schwebvermögen bei pelagisch lebenden Crustaceen darzustellen.

Schon bei den ersten Zügen mit dem Tiefennetz fielen mir Phronimiden auf, welche, kleiner als die mediterrane *Phronima sedentaria*, durch die lebhaft rosenrothe Färbung ihrer Extremitäten sich auszeichneten. Die zugehörigen Männchen entdeckte ich späterhin bei Las Palmas und überzeugte mich bald, dass sie früherhin irrthümlich für die Männchen der *Phronima sedentaria* gehalten wurden. Eine Durchmusterung der früheren Fänge aus grösseren Tiefen des Mittelmeeres führte mich zur Auffindung des bisher unbekannt gebliebenen Männchens der *Phronima sedentaria*, welches — wie ich an durch Prof. C. Vogt in Villafranca gefischtem Materiale nachweisen konnte — im Frühjahr an die Oberfläche aufsteigt und sich eine kurze Zeit lang in dem Gehäuse des Weibchens zum Zwecke der Begattung aufhält. Ich benannte die atlantische Phronimide *Phronima Diogenes*, ersah indessen späterhin, dass sie kurz zuvor (1887) von Bovallius als *Phr. Colletti* beschrieben worden war. Gewissermassen als Ergänzung zu den ausgezeichneten Beobachtungen von Claus über die Phronimiden habe ich daher in einem vierten Kapitel die Metamorphose der Männchen und speziell ihre sekundären Geschlechtscharaktere zu schildern versucht.

Zu den bemerkenswerthesten Bewohnern der grösseren Tiefen gehören unter den pelagischen Crustaceen die Schizopoden. Bereits bei meinen ersten Excursionen im Mittelmeere erkannte ich, dass die vom Challenger erbeuteten und von G. Sars trefflich dargestellten *Stylocheiron*- und *Nematoscelis*-Arten in grossen Schwärmen die unbelichteten Regionen bevölkern. Dasselbe Resultat ergab sich bei meiner Ueberfahrt nach den Canarischen Inseln und meine Voraussage, dass gerade die genannten Schizopoden-Gattungen einen wichtigen und constanten Bruchtheil der in der Tiefe flottirenden Organismen abgeben, ist in vollem Umfange durch die Untersuchungen der Plankton-Expedition bestätigt worden.

Man hat ja meinen in dem ersten Hefte dieser Zeitschrift niedergelegten Untersuchungen über die Beziehungen der pelagischen Tiefseeorganismen zu der Oberflächenfauna bald zugestimmt, bald widersprochen. Ich glaube mich vor einer Ueberschätzung des Werthes dieser Untersuchungen und vor verfrühten Verallgemeinerungen freigehalten und allen berechtigten Einwürfen durch Verbesserung der Instrumente entsprochen zu haben. Wenn meine Ergebnisse nun neuerdings vom grünen Tisch herunter als „völlig werthlos“ bezeichnet wurden[1]), so glaube ich doch immerhin mit Nachruck darauf hinweisen zu dürfen, dass die einzige bis jetzt vorliegende Prüfung meiner Befunde, nämlich die von Ortmann gelieferte Bearbeitung der von der Plankton-Expedition erbeuteten Schizopoden eine erfreuliche Uebereinstimmung aufweist. Selbst der einzige Differenzpunkt, auf welchen Ortmann bezüglich der Tiefenverbreitung der Schizopoden zwischen den Befunden der Plankton-Expedition und meinen Angaben hinweist, ergibt sich nur aus dem Umstande, dass ihm meine spätere Darstellung in dem Reisebericht unbekannt geblieben ist. Zieht man die letztere in Betracht, so wüsste ich thatsächlich keinen Punkt anzuführen, in dem die Darstellungen über die vertikale Verbreitung der Schizopoden wesentlich auseinandergehen.

[1]) Giesbrecht, welcher das obige Urtheil fällte, giebt in seiner Monographie der Copepoden folgende Darstellung von der Entstehung meiner Untersuchungen: „Im August—Oktober 1886 machte Chun einige Fahrten mit dem Dampfer der Zoologischen Station, im Golfe selbst wie vor Capri und zwischen Ischia und den Ponzainseln, um eine Wahrnehmung zu studiren, welche bei früheren Fahrten des Stationsdampfers gemacht worden war. Es hatte sich nämlich gezeigt, dass eine Menge pelagischer Arten, die in der kalten Jahreszeit die oberen Schichten des Wassers bevölkern, in den heissen Sommermonaten trotz allen Fischens mit einem sehr grossen Oberflächennetz nicht oder nur spärlich zu finden waren, dagegen regelmässig aus einer Tiefe von 100 und mehr Metern heraufgeholt werden konnten. Der daraus gezogene Schluss, dass diese Arten im Sommer die Oberfläche verlassen und in die Tiefe steigen, wurde von Chun (1887) bestätigt.“

Der unbefangene Leser könnte nach dieser Darstellung vermuthen, dass ich Anschauungen, welche in der Station gang und gäbe waren, aufgegriffen, bestätigt und zu meinen eigenen gemacht hätte. Diese sicherlich von dem Autor nicht beabsichtigte Wirkung seiner Worte würde vermieden worden sein, wenn Giesbrecht darauf hingewiesen hätte, dass ich bereits in den ersten Publikationen der Station, nämlich im ersten Bande der „Mittheilungen“ (1879, p. 183) und in dem ersten Bande der „Fauna und Flora des Golfes von Neapel“ (1880, p. 238) meine Wahrnehmungen über die vertikalen Wanderungen pelagischer Organismen niedergelegt hatte. Niemand vermuthete vor meinen im Sommer 1877 begonnenen Untersuchungen, dass solche Wanderungen stattfinden. Damit kein Zweifel über den Sachverhalt obwaltet, so gebe ich nochmals die Darlegung wieder, welche in dem ersten Hefte dieser Zeitschrift enthalten ist (1887, p. 50 u. 51).

„Ich will nicht auf die mehrfach geäusserten Vermuthungen über den Verbleib der pelagischen Fauna während des Sommers eingehen, da ja die Frage durch meine Beobachtungen eine einfache Lösung gefunden hat. Ich war bereits 1877 auf die durch das bekannte Aufsteigen pelagischer Thiere während der Nacht nahe liegende Idee gekommen, dass sie im Sommer die Tiefe aufsuchen möchten. Um dem Verbleib mancher Ctenophoren nachzugehen, fischte ich in einer Tiefe bis zu 100 Metern und es gelang mir, Formen aufzufinden, so *Beroë ovata* und Larven des *Cestus*, welche damals im Hochsommer an der Oberfläche fehlten (die Ctenophoren des Golfes von Neapel 1880, p. 236—239). Auch Moseley (Nature Vol. 26. 1882, p. 561) mit seinem reichen Schatze von Erfahrungen, die er auf dem Challenger über pelagisches Thierleben sammelte, stimmt bei Erörterung meiner Befunde der Auffassung bei, dass solche periodische Wanderungen das Verschwinden pelagischer Thiere von der Oberfläche erklären möchten. Ich habe bei späterem Aufenthalt in Neapel regelmässig die Fangmethode in der Tiefe angewendet, um mir Formen zu verschaffen, welche an der Oberfläche fehlten. Im Frühjahr 1886 gedachte ich systematisch diese Versuche zu betreiben, doch setzte bald die ungünstige Witterung ein Ziel. Auch Salvatore la Bianco, ein trefflicher Kenner der marinen Thiere, fischte gemeinsam mit Dr. Raffaele während des Juni und Juli 1886 in einer Tiefe von 60—100 Metern, mit der Absicht, die Larven von Grundfischen zu erbeuten. Dabei geriethen wiederum pelagische Thiere — vor allem kleinere Crustaceen und Larven von Dekapoden — in das Netz, welche an der Oberfläche fehlten. Solche Resultate bestärkten auch bei ihm, wie er mir erzählte, die Vermuthung, dass die Oberflächenformen mit Beginn des Sommers in die Tiefe steigen möchten.

Darauf freilich, dass ein Niedersinken in die grössten Tiefen stattfinden würde, war ich um so weniger vorbereitet, als ja die Beobachtungen Murray's auf dem Challenger und die Experimente von Agassiz ein Absteigen über 100 Faden Tiefe in Abrede stellen.“

Da ich weniger auf Erbeuten eines reichen Materiales, denn auf tadellose Erhaltung der in den Tiefennetzen sich verfangenden Crustaceen bedacht war, so ist es mir auch gelungen, eine Anzahl von Schizopoden zu conserviren, welche ihre Antennen und Extremitäten in voller Pracht entfaltet hatten. Ich bringe sie auf den das fünfte Kapitel begleitenden Tafeln zur Darstellung, weil die Schilderungen in den Reisewerken der Challenger- und Plankton-Expedition auf Exemplaren basiren, deren Anhänge abgebrochen waren. Zudem vermag ich unsere bisherigen Kenntnisse der Tiefsee-Schizopoden durch die Charakteristik zweier Arten zu bereichern, welche zu den stattlichsten Repräsentanten dieser formenreichen Gruppe gehören. Da ich unter ihnen auch die bisher unbekannt gebliebenen Männchen der Nematosceliden auffand, so flechte ich Bemerkungen über die sekundären Geschlechtscharaktere der grossen *Nematoscelis mantis* ein.

Die Wahrnehmung, dass Schizopodengattungen gelegentlich an der Oberfläche erscheinen, welche durch die monströse Entwickelung ihrer mit Sinneshaaren übersäten Antennen, durch die Umbildung der Vorderextremitäten zu Raubfüssen, durch übermächtig entwickelte und mit Leuchtorganen ausgestattete Augen Charaktere von Tiefseeformen aufweisen, überraschte mich anfänglich nicht wenig. Ich vermochte allerdings den Nachweis zu führen, dass dieses Auftreten an der Oberfläche in monatlich sich wiederholenden Perioden regelmässig dann eintritt, wenn die Strömungen rascher zu fliessen und die tieferen Wasserschichten aufzuwühlen beginnen. Immerhin könnte man aus dem oberflächlichen Erscheinen von Formen, welche in grossen Schwärmen die dunklen Regionen bevölkern, den Schluss ziehen, dass es sich nicht um Organismen handelt, welche mit demselben Rechte, wie die Grundbewohner, als Tiefseeorganismen in Anspruch zu nehmen sind.

Da mein sehnlich gehegter Wunsch, den biologischen Verhältnissen der pelagischen Lebewelt mit neuen Fangapparaten nachzuspüren, sich bis jetzt nicht erfüllen liess, so versuchte ich auf einem anderen Wege zum Ziel zu gelangen. Die Anpassung an die äusseren Existenzbedingungen muss es mit sich bringen, dass Organismen, welche auf den Aufenthalt in unbelichteten Regionen angewiesen sind und nur durch besondere Umstände an die Oberfläche befördert werden, in dem feineren Bau ihres Orientirungsapparates Eigenthümlichkeiten erkennen lassen, die nur durch ihre Lebensweise verständlich werden. Bau und Lebensweise verhalten sich wie die beiden Glieder einer Gleichung, welche beide nur äquivalente Aenderungen zulassen. Es lag auf der Hand, dass die Anpassung an das Leben im Dunkel in erster Linie den Bau des Auges beeinflussen würde. Ich entschloss mich um so lieber, die feinere Struktur der Facettenaugen der pelagischen Tiefenbewohner zu studiren, als die ausgezeichneten Beobachtungen Sigismund Exner's — welche, wie die neueren Untersuchungen über das Facettenauge lehren, immer noch nicht ausreichend von den Zoologen gewürdigt werden — manche Gesichtspunkte an die Hand geben, welche es ermöglichen, ein scharfes Urtheil über den Charakter des Auges als eines Dunkelauges zu fällen. Ich war freilich nicht darauf vorbereitet, dass in ähnlich sinnfälliger Weise, wie es die im letzten Kapitel niedergelegten Beobachtungen über Leuchtorgane und Facettenaugen darlegen werden, die Anpassungen an den Aufenthalt in unbelichteten Regionen sich geltend machen. Da ich bereits einen kurzen Bericht über meine Studien im Biologischen Centralblatte (1893) veröffentlicht habe, so gestatte ich mir, darauf hinzuweisen, dass die hier veröffentlichten Studien sich nicht nur auf den Bau der Augen von Euphausien beschränken, sondern auch die Mysideen, Sergestiden und die Tiefenformen der pelagischen Süsswasserfauna in Betracht ziehen. Ich hoffe an der Hand dieser Untersuchungen für die Beurtheilung der biologischen

Eigenart von Organismen Kriterien aufstellen zu können, welche unzweideutig einen Rückschluss auf die Tiefseenatur gestatten. Dies gilt namentlich für jene selteneren Formen von Crustaceen, welche nur durch einen besonders glücklichen Zufall in die Schliessnetze gerathen dürften.

Um indessen meinen Anschauungen eine möglichst gesicherte Grundlage zu geben, so habe ich auch die auf dem Boden des Meeres lebenden Tiefsee-Crustaceen in den Kreis der Betrachtung gezogen. Ich bin dem Fürsten Albert von Monaco und Prof. Alexander Agassiz zu aufrichtigem Danke verpflichtet, dass sie mir ein reichhaltiges Material von Crustaceen aus den Tiefen des Mittelmeeres, des Atlantischen und Pacifischen Oceanes zur Verfügung stellten, welche sie auf ihren Expeditionen erbeutet hatten. Wenn ich auch die an diesem kostbaren Materiale gewonnenen Ergebnisse in den Reisewerken der genannten Expeditionen veröffentlichen werde, so glaube ich doch immerhin auf die allgemeinen Ergebnisse insoweit hinweisen zu dürfen, als sie zur Stütze meiner Anschauungen über die Anpassungen des Auges pelagischer Tiefenbewohner an das Leben im Dunkel Verwerthung finden können.

Wenn in diesen Studien die biologische Betrachtungweise mehr in den Vordergrund gestellt wird, als die heutzutage herrschende, rein morphologische, so glaube ich gerade durch das letzte Kapitel die Berechtigung jener nahe gelegt zu haben. Vom rein morphologischen Standpunkte aus wären uns eine Fülle von Einrichtungen unverständlich, welche einerseits das Schwebvermögen, andererseits die Anpassung an den Aufenthalt in der Tiefe bedingt haben. Nur durch den ständigen Hinweis auf die biologische Eigenart vermögen wir Schritt für Schritt die Anpassungen zu erfassen, wie sie sich bei der allmählich erfolgten Angewöhnung an den Aufenthalt in der Tiefe am sinnfälligsten im feineren Bau der Augen wiederspiegeln.

C. Chun.

Breslau im November 1891.

Erstes Kapitel.

Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen

geschildert von

Carl Chun.

Mit Tafel I und II.

Inhaltsverzeichniss.

I. Kapitel.

Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen.

Einleitung.

„Ein Widerspruch — eine contradictio in adjecto — liegt in einer knospentreibenden oder sich selbst theilenden Akalephe." So schrieb vor nahezu 60 Jahren kein Geringerer als Ehrenberg (1835, p. 50).[1]) Es dauerte freilich noch weitere 10 Jahre, bis ein nicht minder hervorragender Altmeister der biologischen Forschung, mit Bezugnahme auf Ehrenberg's Worte sich zu der Bemerkung veranlasst sieht: „So werden nicht selten unsere Spekulationen und Schlüsse von der unendlich reichen und mannigfaltigen Natur vereitelt." Michael Sars hatte nämlich die für ihre Zeit nicht wenig überraschende Entdeckung gemacht (1846, p. 10—13), dass thatsächlich Medusen sich durch Knospung fortzupflanzen im Stande sind. Er fand den Magen der *Rathkea (Cytaeis) octopunctata* mit zahlreichen Medusenknospen bedeckt, welche — abgesehen von jugendlichen Charakteren — dem Mutterthier glichen. Damit war es wahrscheinlich geworden, dass die bereits von Steenstrup (1842, p. 12, Taf. I, Fig. 41—45) an den Medusenabkömmlingen der *Coryne fritillaria* beobachteten Knospen sich wiederum zu Medusen entwickeln möchten. Thatsächlich haben denn auch die späteren Beobachter und unter ihnen namentlich Agassiz (1860, Vol. IV, p. 245, Taf. 24) in meisterhaften Schilderungen und Abbildungen klar gelegt, dass die Abkömmlinge der Keulenpolypen an der Basis des einzigen Tentakels vollständige Medusentrauben, welche sich aus Tochter- und Enkelgenerationen zusammensetzen, knospen.

Seit jener Zeit, wo M. Sars die erste Beobachtung über knospende Medusen publicirte, haben sich unsere Kenntnisse der Knospungserscheinungen bei Anthomedusen — denn auf diese scheint sich die ungeschlechtliche Vermehrungsweise fast ausschliesslich zu beschränken — nicht unbeträchtlich vermehrt. In meiner Bearbeitung der „Cölenteraten" (1894, p. 232—234) stellte ich in einer tabellarischen Uebersicht alle bekannt gewordenen Fälle zusammen. Indem ich auf diese Tabelle verweise, bemerke ich nur, dass die Margeliden und Sarsiaden durch Knospen charakterisirt sind, welche allseitig das Magenrohr umstellen, während die Euphysiden nur an der Basis eines Haupttentakels, manche Sarsiaden auch an der Basis der vier Fangfäden Knospen entwickeln. Ganz eigenartig verhält sich nach der Entdeckung von Krohn (1861, p. 165—168) die *Eleutheria dichotoma Quatref.*, insofern sie am Schirmrande interradiale Knospen ausbildet.

---

[1]) Bei den Citaten befolge ich den praktischen Vorschlag von Mark, indem lediglich das Jahr, in welchem die betreffende Publikation erschien, mit Angabe der nötigen Hinweise vermerkt wird. Das alphabetisch geordnete Litteraturverzeichniss am Schlusse der einzelnen Kapitel enthält die genaue Angabe der Titel.

I. Das Knospungsgesetz der Sarsiaden.

Tafel I.

Unter den knospenden Medusen nehmen die **Sarsiaden**, Abkömmlinge des Keulenpolypen *Syncoryne*, ein besonderes Interesse in Anspruch, insofern sie entweder an dem enorm lang ausgezogenen Manubrium oder an der Basis der vier Tentakel zahlreiche Sprösslinge zur Ausbildung bringen. Auf den ersten Blick gleichen die knospenden Sarsiaden, wie sie uns Eduard Forbes (1848, p. 57, Taf. 7, Fig. 2) kennen lehrte, einer Siphonophorenkolonie, und thatsächlich haben denn auch Metschnikoff (1871, p. 315—342) und Haeckel (1879, p. 20) den Versuch gemacht, die Siphonophoren auf diese reizvollen knospenden Anthomedusen zurückzuführen. Ich gestatte mir, zunächst in nachfolgender Tabelle eine Uebersicht der bisher bekannt gewordenen Fälle zu geben.

Sarsiadae Forbes.

a. Knospen in langgezogener Spirale um das verlängerte Magenrohr angeordnet.

Sarsia gemmifera Forbes.

Ed. Forbes, Brit. nak. ey. Med., 1848, p. 57. Taf. VII, Fig. 2.

(Mehrere [6] Knospen von wechselnder Grösse [mit Ersatzknospen?].)

Sarsia clavata Keferstein.

Keferstein, Unters. üb. nied. Seeth. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1862, Bd. 12, p. 27. Taf. II, Fig. 1, 2.

(Drei Knospen, von denen die proximale am weitesten entwickelt ist.)

Sarsia siphonophora Haeckel.

Haeckel, System d. Medusen, 1879, p. 20. Taf. I, Fig. 4.

(Zahlreiche Knospen [20—22] in zwei Sätze vertheilt; die Knospen nehmen distal successive an Grösse zu; keine Enkelknospen.)

Sarsia sp. Allman.

Allman, Monogr. Tub. Hydr., 1871, p. 83, Fig. 37.)

(Drei in distaler Richtung an Grösse abnehmende Knospen ohne Enkelknospen.)

Dipurena dolichogaster Haeck.

E. und L. Metschnikoff, Beitr. zur Kenntniss der Siphonoph. und Medusen (russisch), Mitth. Ges. Liebh. d. Nat. Moskau, 1871, Bd. VIII, p. 343, Taf. III, Fig. 1–5.

(Mehrere [bis fünf] Knospen von ungleicher Grösse mit Enkelknospen.)

b. Knospen an der Basis von vier Tentakeln vertheilt.

Sarsia prolifera Forbes.

Ed. Forbes, Brit. nak. ey. Medusae, 1848, p. 59, Taf. VII, Fig. 3.

(An jeder Tentakelbasis drei bis vier Knospen, die ältesten mit Enkelknospen.)

Busch, Beob. über wirbellose Seeth., 1851, p. 1—9, Taf. I, Fig. 1—6.

Allman, Monogr. Tub. Hydr., 1871, p. 83, Fig. 38.

Codonium codonophorum Haeckel.

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 14, Taf. I, Fig. 3.

(An jeder Tentakelbasis drei bis vier Knospen; die ältesten mit Enkelknospen.)

Ueberblickt man die Abbildungen und Beschreibungen, welche die einzelnen Beobachter von knospenden Sarsiaden entwarfen, so möchte man es für vergebliche Mühe halten, ein Gesetz herauszufinden, nach dem die Reihenfolge der Knospen sich bestimmen lässt. Immerhin gelingt es, diejenigen Sarsien, welche am Manubrium Knospen tragen, in drei durch gemeinsame Züge ausgezeichnete Gruppen zu ordnen.

Das einfachste Verhalten zeigen nämlich *Sarsia clavata Keferstein*, weiterhin die von Allman (ohne Speziesangabe) abgebildete Sarsia, und endlich das jugendliche Exemplar von *Dipurena dolichogaster* nach Metschnikoff's Abbildung (Fig. 5), insofern die drei Knospen derselben in distaler Richtung (gegen die Mundöffnung zu) continuirlich an Grösse abnehmen. Keferstein (1862, p. 28) weist ausdrücklich darauf hin, dass die oberste (proximale) Knospe stets am weitesten entwickelt war, während Allman dieses Verhaltens zwar keine Erwähnung thut, es jedoch ebenso anschaulich wie Metschnikoff in der Abbildung darstellt.

In eine zweite Gruppe lassen sich *Sarsia gemmifera Forbes* und die älteren Exemplare von *Dipurena dolichogaster Haeck.* einreihen. Bei ihnen treten nach den Angaben von Forbes und Metschnikoff fünf bis sechs Knospen am Manubrium auf, welche eine continuirliche Grössenabnahme in distaler resp. proximaler Richtung nicht erkennen lassen. Anscheinend regellos folgen auf ganz junge Knospen solche, welche fast zum Ablösen reif sind. Wie Metschnikoff ferner beobachtete, werden Enkelknospen an den Manubrien der Tochterindividuen bereits vor der Lostrennung vom Mutterthier angelegt. Ausserdem deutet er an der obersten Knospe seiner Fig. 4 eine Ersatzknospe an; ob dieser Thatsache in dem mir leider unverständlichen russischen Texte Erwähnung gethan wird, vermag ich nicht anzugeben.

Ein ganz eigenartiges Verhalten weist endlich die *Sarsia siphonophora* auf. Haeckel schildert ihre Knospengruppen folgendermassen (1879, p. 20): „Bei dem einzigen Exemplare, das ich von dieser Sarsia fing, war der ausgestreckte cylindrische Magen 4—5mal so lang als die Schirmhöhe, nur im oberen Viertel und am Mundende knospenfrei. Die Zahl der Knospen betrug 20—22. Sie waren, gleich den Personen am Siphonophorenstamm, in eine Spirale geordnet und in zwei Sätze dergestalt getheilt, dass in der oberen Hälfte des knospentragenden Theils 12—13, in der unteren Hälfte 10—11 Knospen übereinander sassen; jeder Satz begann oben mit kleinen Knospen, deren Grösse und Entwicklungsstufe stetig zunahm. Die unteren 3—4 Knospen jedes Satzes waren bereits vollständig entwickelt und bewegten lebhaft tastend ihre Fangfäden und ihren Magen, der aus der Schirmhöhle um das Zwei- bis Dreifache ihrer Länge hervorragte."

Die Beschreibung und die Abbildung der *Sarsia siphonophora*, welche auch in mehreren Lehrbüchern Aufnahme fand, lassen so erhebliche Abweichungen in der Reihenfolge der Knospen von allen bisher bekannt gewordenen und durch mich noch eingehender zu schildernden Sarsien erkennen, dass ich lebhaft bedaure, bei meinem Aufenthalt auf den Canarischen Inseln niemals diese prächtige Art erbeutet zu haben.

Für alle übrigen Sarsiaden hoffe ich den Nachweis führen zu können, dass sie in streng gesetzmässiger Weise ihre Knospen am Manubrium anlegen. Ich werde weiterhin darlegen, dass

mit diesem Knospungsgesetz auch die Abbildungen in Einklang stehen, welche ältere Beobachter von knospenden Sarsiaden — mit Ausnahme der *Sarsia siphonophora* — entwarfen.

Meine Beobachtungen stellte ich vor 8 Jahren, nämlich im Frühjahr 1886, gelegentlich eines Aufenthaltes auf der Insel Sardinien an knospenden Sarsiaden an, welche ich im pelagischen Auftriebe des malerisch gelegenen Naturhafens Porto Conte fischte. Am 23. März 1886 bemerkte ich in dem Oberflächenauftrieb zahlreiche Exemplare einer kleinen Meduse, welche offenbar identisch waren mit der von Haeckel (1864, p. 337; 1879, p. 25, Taf. II, Fig. 1—7) beschriebenen *Dipurena dolichogaster*. Es ist das dieselbe Meduse, welche E. und L. Metschnikoff (1871, p. 343, Taf. III, Fig. 1—5) im proliferirenden Zustande auffanden und als *Dipurena fertilis* bezeichneten. Nachdem Haeckel diese Art im „System der Medusen" abgebildet hatte, zweifelt Metschnikoff nicht mehr daran, dass *D. fertilis* identisch mit *D. dolichogaster* ist (1886, b, p. 259). Wenn Metschnikoff weiterhin annimmt, dass *Slabberia catenata Forbes* gleichfalls auf *Dipurena dolichogaster* zu beziehen ist, so bedaure ich lebhaft, dass ich zur Klärung der Synonymie wenig beitragen kann. Abgesehen davon, dass eine *Slabberia catenata* von Forbes überhaupt nicht beschrieben wurde, sondern dass er nur von einer *Slabberia halterata* spricht (1848, p. 53), hatten die meisten Exemplare durch den langen Transport über Land nach dem eine Stunde vom Porto Conte entfernten Alghero so gelitten, dass mir nur die flüchtigen Skizzen zur Verfügung stehen, welche ich von einer intakten Glocke machte. Die übrigen Medusen lagen mit stark contrahirter Umbrella auf dem Boden des Gefässes, zeigten aber durchaus unversehrt die erstaunlich langen Manubrien mit ihren Knospengruppen. Da die letzteren keine Spur von Verletzung erkennen liessen, so zeichnete ich mit dem Prisma unter schwächerer Vergrösserung zwei Manubrien mit den in langgezogener Spirale ansitzenden Knospengruppen und ergänzte die Beobachtungen durch eine Reihe von Prismazeichnungen der einzelnen Gruppen bei stärkerer Vergrösserung. Auf meine Bitte hin übersendete mir später Prof. Carl Vogt die Skizze, welche er bei unserem gemeinsamen Ausflug nach Sardinien gleichfalls von einem Manubrium der *Dipurena* angefertigt hatte. Sie war mir deshalb von besonderem Werthe, weil sie mit dem Zeichnenprisma entworfen war und ebenso wie meine Skizzen genau die Grössenverhältnisse der aufeinanderfolgenden Gruppen wiedergab. Ich erwähne dieses Umstandes deshalb, weil mir zu jener Zeit, wo ich die Beobachtungen anstellte, die Gesetzmässigkeit in der Reihenfolge der Knospengruppen noch nicht klar war. Erst später gelang es mir, aus den durchaus unbefangen den einfachen Thatbestand wiedergebenden Zeichnungen das Knospungsgesetz herauszulesen und dasselbe an Präparaten einer anderen Sarsie, nämlich der *Sarsia gemmifera Forbes*, bestätigt zu finden. Ich verdanke diese Präparate Dr. Vanhöffen, welcher gemeinsam mit Dr. Apstein im August 1891 die *Sarsia gemmifera* im proliferirenden Zustand in der Kieler Bucht auffand. Einige die Sendung begleitende Mikrophotographieen von lebenden jugendlichen Exemplaren der *Sarsia tubulosa* setzten mich in den Stand, die Form der Medusenglocke auf den Figuren 5 und 6 besser wiederzugeben, als es nach den mikroskopischen Präparaten möglich gewesen wäre.

Ungeachtet des eifrigsten Nachsuchens ist es mir nicht möglich gewesen, knospende Sarsien an den Canarischen Inseln aufzufinden. Wenn ich mich trotzdem entschliesse, meine vor langer Zeit angestellten Beobachtungen zu veröffentlichen, so bin ich mich der Lückenhaftigkeit derselben wohl bewusst und glaube mit Rücksicht hierauf mich lediglich auf Darlegung des Knospungsgesetzes beschränken zu sollen.

Die Manubrien maassen im contrahirten Zustande 5—6 Millimeter; da sie bei dem

Schwimmen der Medusen sich bedeutend strecken, so übertreffen sie die Glocke an Länge fast um das Sechsfache. Das obere (proximale) und das untere (distale) Ende mit der rüsselförmig erweiterten Mundöffnung waren frei von Knospen. Jene brillante Färbung, welche nach Haeckel dem Manubrium und dem Magen geschlechtsreifer Exemplare zukommt, fehlt den knospenden Stadien; die Glocke sowohl wie das Manubrium mit seinen in langgezogener Spirale ansitzenden Knospen waren von vollendeter Durchsichtigkeit. Nur an den Ocellarbulben der Mutterglocke und älterer Tochterknospen liess sich ein smaragdgrüner Schiller wahrnehmen, welcher auch in dem starren Proximaltheil der Tentakel auftritt. Er wird durch Haufen feiner Körnchen (Guanin?) bedingt, welche zwischen den Entodermzellen gelegen sind und bei dem Abblenden des Lichtes weisslich hervortreten.

Um nun das Knospungsgesetz klar zu legen, so dürfte es sich empfehlen, zunächst die Anlage der Enkelknospen an einer ausgebildeten und demnächst sich loslösenden Tochtermeduse zu verfolgen. Wie ein Blick auf Taf. I, Fig. 4 lehrt, so ist das mit einer grösseren Anzahl von Enkelknospen (in unserem Falle mit fünf: α, β, γ, δ, ε) bedeckte Manubrium der reifen Tochtermeduse mindestens doppelt so lang als die Glocke. Die Knospen nehmen in distaler Richtung continuirlich an Grösse ab; die oberste (proximale) Knospe (α) ist die älteste, die unterste (distale) ist die jüngste (ε). Die Neubildung der Knospen erfolgt also stets am oralen Ende des Manubriums; niemals schalten sich secundär jüngere Knospen in die Internodien zwischen den älteren ein. Die Knospen entwickeln sich vermittelst eines ektodermalen Glockenkernes in der für die Medusen charakteristischen und bekannten Weise; die Grösse der einzelnen Knospe ist zugleich der Gradmesser für ihre Entwicklungstufe. Das Gesetz der continuirlichen Grössenabnahme in distaler Richtung gilt ohne Ausnahme für die Enkelknospen der *Dipurena dolichogaster* und der *Sarsia gemmifera*. Bei letzterer waren an dem Manubrium der ältesten Tochtermeduse (A, Fig. 5) drei Enkelknospen angelegt. Es ist auch ohne Weiteres verständlich, dass die Zahl der Enkelknospen an den jüngeren Tochtermedusen eine entsprechend geringere ist. So bilde ich in Fig. 3 eine jüngere Tochtermeduse ab, welche nur zwei Enkelknospen an dem Manubrium erkennen lässt. Sie stehen, wie das überhaupt für die jüngsten Knospen charakteristisch ist, in annähernd gleicher Höhe; erst späterhin wird es bei dem Längenwachsthum des Manubriums deutlich, dass die jüngere Knospe distal von der älteren liegt.

Da die sich loslösenden Tochtermedusen (A, B, C, D, E . . .) offenbar rasch zu den proliferirenden Mutterthieren heranwachsen, so darf man von vornherein erwarten, dass das Gesetz der continuirlichen Grössenabnahme in distaler Richtung nicht nur für die Enkelknospen, sondern auch für die Tochterknospen gilt. Wenn das Gesetz indessen anscheinend eine Ausnahme erleidet, insofern auch proximal junge Knospen auftreten, wie ein Blick auf Fig. 1 und 2 lehrt, so wird dies Verhalten durch eine weitere Eigenthümlichkeit in der Knospung bedingt. Jede Tochterknospe bildet an ihrer Ansatzstelle eine jüngere Ersatzknospe aus (a, b, c, d, e . . .), und somit bestehen die Knospengruppen am Manubrium aus Geschwisterknospen, von denen die eine in ihrer Entwicklung der anderen gegenüber bedeutend voraus ist. Auch die Ersatzknospen nehmen in distaler Richtung continuirlich an Grösse ab. Bei *Dipurena dolichogaster* beobachtete ich im Ganzen sechs bis sieben Knospengruppen an dem Manubrium, während bei *Sarsia gemmifera* die Zahlen fünf bis sechs das Maximum für die Tochterknospen abgeben. Zudem sind die Gruppen bei *Dipurena* durch lange Internodien getrennt, während sie bei *Sarsia* viel gedrängter stehen.

Die Verhältnisse werden nun dadurch verwickelter, dass die obersten (proximalen) Tochterknospen unter lebhaften Pumpbewegungen sich successive von dem Manubrium loslösen und frei schwimmende Mutterkolonien begründen. Die Ersatzknospen bleiben dagegen zunächst noch sitzen, indem sie denselben Entwicklungsgang durchlaufen wie die frei gewordenen älteren Tochtermedusen. An Grösse und entsprechendem Entwicklungsgrad gleichen die proximalen Ersatzknospen den jüngeren distalen Tochterknospen. Es wird sich empfehlen, die eben erwähnten Ersatzknospen als solche ersten Grades zu bezeichnen, denn die Ersatzknospen ersten Grades legen ihrerseits Ersatzknospen zweiten Grades an, welche wiederum in distaler Richtung an Grösse abnehmen. Die letztgenannten Knospen (a', b', c' . . .) sind den ersteren opponirt und können, wie ich dies bei *Sarsia gemmifera* sicher nachzuweisen vermag, bereits angelegt werden, bevor die Tochtermedusen sich loslösen. Es bestehen also hier die in ihrer Ausbildung am weitesten vorgeschrittenen Gruppen aus zum Loslösen reifen Tochtermedusen (Fig. 5 A), an deren Manubrium mehrere Enkelknospen (α, β, γ) angelegt werden, aus einer Ersatzknospe ersten (a) und einer Ersatzknospe zweiten Grades (a'). Da ich nun auch an den ältesten (proximalen) Ersatzknospen ersten Grades wiederum Urenkelknospen am Manubrium angelegt fand, so lässt sich an diesen prächtigen knospenden Sarsien die Geschichte der Kolonie gewissermassen ablesen und das Schicksal jeder einzelnen Knospe für Vergangenheit und Zukunft mit Sicherheit angeben.

Es ist selbstverständlich schwer zu sagen, wie oft dieser Vorgang des successiven Ersatzes sich in distaler Richtung am Manubrium abspielt. Systematisch angestellte Züchtungsversuche unter Bedingungen, welche jenen im freien Meere möglichst nahe kommen, werden hierüber leicht Aufschluss geben. Ich verzichte deshalb darauf, an dieser Stelle meine Berechnungen wiederzugeben, welche die erstaunliche Vermehrungskraft der proliferirenden Sarsien unter der Annahme illustriren, dass jede Tochtermeduse, jede Enkelknospe und Ersatzknospe eine Mutterkolonie begründet und dass an jeder Kolonie sich mehrmals der genannte Ersatz wiederholt.

Um indessen das Knospungsgesetz durch einige Formeln zu illustriren, so wende ich jene Bezeichnungsweise an, welche für die Tafelerklärung gewählt wurde. Es seien die dem Manubrium ansitzenden Tochterknospen mit A, B, C, D, E . . . bezeichnet, wobei A die älteste proximale, E die jüngste distale Knospe bedeutet. Unter derselben Voraussetzung mögen mit a, b, c, d, e . . . die Ersatzknospen ersten Grades, mit a', b', c', d', e' . . . die Ersatzknospen zweiten Grades angedeutet werden. Endlich erhalten die Enkelknospen die Benennung α, β, γ, δ, ε . . . Es würden sich dann folgende Formeln ergeben, wobei die links stehende Formel für eine eben frei gewordene Meduse mit Tochterknospen, die rechts folgenden für die späteren Stadien Geltung haben.

A	A. a	A (α, β) a	A (α, β, γ, δ) a a'	A (α, β, γ, δ, ε) a a'	a a'
B	B. b	B (α) b	B (α, β, γ) b b'	B (α, β, γ, δ) b b'	B (α, β, γ, δ, ε) b b'
C	C. c	C. c	C (α, β) c	C (α, β, γ) c c'	C (α, β, γ, δ) c, c'
D	D	D. d	D (α) d	D (α, β) d	D (α, β, γ) d, d'
E	E	E	E. e	E (α) e	E (α, β) e
	F	F	F	F. f	F (α) f.
			G	G	G. g

Es bleibt mir zum Schlusse nur noch übrig, den Nachweis zu führen, dass mit dem hier dargelegten Knospungsgesetze auch die von früheren Beobachtern publicirten Abbildungen knospender Sarsien — mit Ausnahme der *Sarsia siphonophora* — in Einklang stehen.

Relativ einfach liegen die Verhältnisse bei den von Keferstein und Allman gegebenen Zeichnungen, insofern wir es hier mit jungen Medusen zu thun haben, welche drei in distaler Richtung an Grösse abnehmende Tochterknospen am Manubrium erkennen lassen. Auch das jüngere von Metschnikoff abgebildete Exemplar einer *Dipurena* (1871, Taf. III, Fig. 5) zeigt drei distalwärts an Grösse abnehmende Tochterknospen, von denen die älteste zwei Enkelknospen aufweist, deren Grössenverhältnisse genau dem Gesetze entsprechen. Was nun die älteren Stadien anbelangt, so bemerke ich, dass Metschnikoffs Abbildung einer *Dipurena dolichogaster* mit fünf Knospen sich wiederum leicht auf das obige Gesetz zurückführen lässt. Die drei oberen Knospen nehmen distalwärts an Grösse ab und repräsentiren Ersatzknospen ersten Grades; die zwei unteren Knospen sind Tochterknospen, deren Grössenverhältnisse richtig wiedergegeben wurden. Nur insofern ist in der Abbildung ein kleines Versehen untergelaufen, als zwischen den beiden obersten Knospen eine leichte knospenförmige Aussackung des Manubriums eingetragen wurde — dagegen ist richtig an der obersten Knospe die Ersatzknospe zweiten Grades gezeichnet worden.

Mit besonderer Genugthuung betone ich, dass der Entdecker der knospenden Sarsiaden, nämlich Eduard Forbes, seine Zeichnungen durchaus gewissenhaft entworfen hat. Von einer gesetzmässigen Anordnung der Knospen hatte er keine Ahnung, indem er von ihnen ausdrücklich hervorhebt: „They are not distributed over its surface in any regular order according to their degree of advancement, but intermingled.“ Zum Beweis dafür verweist er auf das vergrössert dargestellte Manubrium der *Sarsia gemmifera* (1848, Taf. VII, Fig. 2e), an dem sechs Knospen anscheinend regellos vertheilt sind. Bei dem Interesse, welches der Gegenstand beansprucht, gestatte ich mir, eine genaue Copie der genannten Abbildung von Forbes zu reproduciren und nachzuweisen, dass auch sie durchaus im Einklang mit dem Knospungsgesetz steht. Die Knospen alterniren ebenso an dem Manubrium, wie ich es von einem jüngeren Stadium in Fig. 6 dargestellt habe. Sie zerfallen in zwei Sätze, welche in distaler Richtung an Grösse abnehmen, nämlich in vier obere und in zwei untere Knospen, die ungefähr auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen wie die beiden oberen. Die Deutung dieses Verhaltens fällt nun an der Hand des Knospungsgesetzes nicht schwer: die vier oberen Knospen (a, b, c, d) sind Ersatzknospen ersten Grades, die beiden unteren (E, F) sind Tochterknospen. In der Abbildung von Forbes sind sogar richtig Ersatzknospen ersten (e) und zweiten Grades (c′) angedeutet!

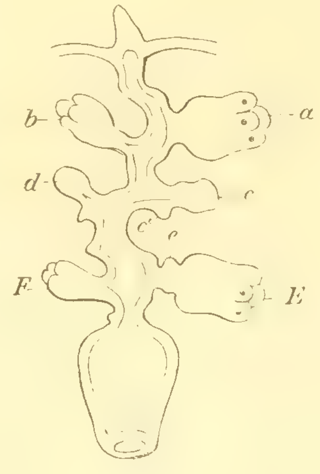


Fig. 1.

Das Auftreten proliferirender Sarsiaden, von denen wir eine Art, nämlich die oben geschilderte *Dipurena dolichogaster*, sowohl im geschlechtlich thätigen, wie im proliferirenden Zustand kennen, möchte der Auffassung Vorschub leisten, dass beide Vermehrungsweisen in regelmässigem, cyklischem Wechsel in die Lebensgeschichte der Art eingreifen. Es kann diese Auffassung nicht ohne Weiteres von der Hand gewiesen werden, obwohl wir andererseits sichere Angaben besitzen,

dass geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung sich nicht ausschliessen. So berichtet Busch (1851, p. 7) von der *Sarsia prolifera*, dass er viele Exemplare einfing, „die mehr oder weniger entwickelte Geschlechtstheile hatten und zu gleicher Zeit Knospen trugen, so dass die Gemmation selbst als ein von der geschlechtlichen Zeugung ganz unabhängiges Phänomen, gleichviel ob mit ihr, ob ohne sie, vor sich geht". Dasselbe Verhalten berichten einerseits Krohn von der *Eleutheria* (1861, p. 165), andererseits Böhm (1878, p. 129) und Haeckel (1879, p. 74) von einigen Margeliden (*Rathkea octopunctata Sars, Cytaeis nigritina Haeck.* und *Cytaeis macrogaster Haeck.*) Ich selbst habe, wie in einem späteren Kapitel noch eingehend dargelegt werden soll, die Ausbildung von Geschlechtsprodukten bei knospenden Exemplaren der *Lizzia Claparèdei* genau verfolgen können.

Angesichts der unbestreitbaren Thatsache, dass gelegentlich dasselbe Individuum gleichzeitig proliferirend und geschlechtlich thätig gefunden wird, darf immerhin betont werden, dass ein derartiges Verhalten noch von keiner Sarsiade bekannt wurde, welche Knospen am Manubrium treibt. Es ist wohl möglich, dass manche Arten, welche lediglich im proliferirenden Zustand bekannt wurden, dem Entwicklungskreise anderer Sarsien angehören, von denen ausschliesslich die geschlechtlichen Zustände zur Beobachtung gelangten. Ich denke hierbei speziell an die oben von mir als *Sarsia gemmifera Forbes* geschilderte Form. Wenn ich die von mir untersuchten, aus dem Kieler Hafen stammenden Exemplare mit *Sarsia gemmifera Forbes* identificirte, so bin ich mir wohl bewusst, wie schwierig es im gegebenen Falle ist, einen sicheren Entscheid zu fällen, ob diese Zurückführung zutreffend ist. Jedenfalls sind die im vorliegenden Exemplare bedeutend kleiner als *Sarsia gemmifera* und unterscheiden sich auch dadurch von jener, dass das Manubrium weit aus der Subumbrellarhöhle hervorragt. Sie gleichen in letzterer Hinsicht mehr der *Sarsia clavata Keferstein*. Da indessen die Knospung eine ähnlich ausgiebige ist, wie bei *S. gemmifera*, und da Forbes angibt, dass die Contraktionszustände des Manubriums ungemein wechseln, so habe ich die Bezeichnung „*gemmifera*" beibehalten. Vergleicht man die knospenden Sarsien aus dem Kieler Hafen mit jugendlichen Exemplaren der *Sarsia tubulosa*, welche sich eben erst von dem Keulenpolyp loslösten, so lässt sich in der Form der Glocke kaum ein Unterschied erkennen. Die Ocellarbulben und die Tentakel sowohl, wie auch die Grössenverhältnisse der Umbrella (meine Exemplare maassen 0,4—1 mm) stimmen dermaassen überein, dass ich keinen Anstand nahm, nach den mir übersendeten Mikrophotographieen eben frei gewordener Exemplare von *Sarsia tubulosa* die Contouren der Glocke zu zeichnen.

Ob nun thatsächlich die *Sarsia gemmifera Forbes* den proliferirenden Zustand der *Sarsia tubulosa Sars* darstellt, müssen spätere Untersuchungen lehren. Im geschlechtsreifen Zustand erscheint *Sarsia tubulosa* an unserer norddeutschen Küste im Frühjahr; F. E. Schulze (1873, p. 14) beobachtete sie vor Warnemünde von April bis Juni, während sie in der Kieler Bucht bereits von Ende Februar an auftritt. Die *Sarsia gemmifera* hingegen wurde nach mir zugegangenen Mittheilungen von Vanhöffen nur im August 1891 in der Kieler Bucht beobachtet. Sie fehlte in den eigens auf ihr Vorkommen untersuchten Planktonfängen von November 1888 an und ebenso in den Jahren nach 1891, doch ist ihr Vorkommen bei Kiel nach Aufzeichnungen von Möbius (ohne Datum) in früheren Jahren bereits constatirt worden.

II. Das Knospungsgesetz der Margeliden.

Historisches.

Nachdem ich auf das Knospungsgesetz der Sarsiaden aufmerksam geworden war, schien es mir angezeigt, auch die knospenden Margeliden in den Kreis der Betrachtung zu ziehen und zu prüfen, ob bei ihnen ebenfalls eine gesetzmässige Anlage der Medusensprösslinge zu beobachten ist. Sie stellen ja ein weit reichlicheres Contingent an knospenden Craspedoten als die Sarsiaden, und zudem wurde gerade an ihnen das Vermögen ungeschlechtlicher Vermehrung durch Michael Sars entdeckt. Bereits im Jahre 1835 wurde Sars auf die von ihm als *Cytacis octopunctata* beschriebene Meduse aufmerksam, deren kurzer Magen mit cylindrischen Knoten bedeckt war (Beskrivelser etc., p. 6, Taf. I, Fig. 3 a—g). Im Frühjahr 1836 fand er wiederum Gelegenheit, diese Margelide zu beobachten, und sah zu seinem Erstaunen, dass die erwähnten Knoten knospende Tochtermedusen waren. Er berichtete kurz über seine Entdeckung in Wiegmanns Archiv für 1837 (p. 406) und gab dann in der „Fauna littoralis" eine ausführlichere Darstellung des Vorganges (p. 10—13, Taf. 4, Fig. 7—13).

Ich werde im Verlaufe meiner Schilderung der Knospung von *Cytacis (Rathkea) octopunctata* noch Gelegenheit nehmen, darauf hinzuweisen, dass keiner der zahlreichen Beobachter von Knospungsvorgängen bei Margeliden das Verhalten ähnlich genau und zutreffend beschrieben hat, wie der Entdecker des Generationswechsels von Polypen und Medusen.

In demselben Jahre, wo Sars die *Cytacis octopunctata* beobachtete, entdeckten übrigens auch Eydoux et Souleyet auf der Weltumsegelung der „Bonite" eine von ihnen als *Cytacis tetrastyla (macrogaster Haeck.)* bezeichnete Margelide, deren obere Magenhälfte mit zahlreichen Knospen bedeckt war. Die Beschreibung dieser Art wurde allerdings erst 1852 (Vol. II, p. 641, Taf. II, Fig. 4—15) veröffentlicht. Inzwischen mehrten sich unsere Kenntnisse von proliferirenden Margeliden durch die Beobachtungen von Ed. Forbes (1848), Busch (1851) und Krohn (1851) so beträchtlich, dass wir bereits im Jahre 1852 von nicht weniger denn sechs Arten wohl verbürgte Nachrichten über den ungeschlechtlichen Vermehrungsvorgang haben. Die folgende Liste gibt mit Berücksichtigung der neueren Litteratur ein Verzeichniss der knospenden Margeliden.

Cytacis tetrastyla (macrogaster Haeck.) Eyd. Soul.

Eydoux et Souleyet, Voyage de la Bonite, 1835. Zool. 1852, Vol. II, p. 641. Pl. II, Fig. 4—15.

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 74. Taf. VI, Fig. 1. (Zahlreiche Knospen auf der oberen Magenhälfte.)

Cytacis tetrastyla Eschsch.

Busch, Beob. über Anat. und Entw. wirbell. Seeth., 1851, p. 21. Taf. II, Fig. 10 (*Bougainvillea mediterranea*).

E. und L. Metschnikoff, Beitr. z. Kenntn. d. Siphonophoren u. Medusen (russisch), Mitth. Ges. d. Liebh. d. Nat. Moskau 1871. Bd. VIII, p. 346, Taf. III, Fig. 6. (*Bougainvillea coeca [Cytacis tetrastyla?]*)

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 74.
(Knospen auf der oberen Magenhälfte.)

Cytacis nigritina Haeckel.

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 74. Taf. VI, Fig. 2.
(Zahlreiche Knospen auf dem ganzen Magen oder unterhalb der Gonaden.)

Cytacis pusilla Gegenb.

Keferstein und Ehlers, Zool. Beitr., 1861. Taf. I, Fig. 24, 25, Taf. XIII, Fig. 8, 9.
(Einige Knospen an der oberen Magenwand.)

Cubogaster gemmascens Haeck.

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 76. Taf. VI, Fig. 8, 9.
(Vier interradiale Knospen.)

Podocoryne (Dysmorphosa) carnea Sars.

M. Sars, Fauna littoralis Norvegiae, 1846, T. I, p. 4. Taf. I.

Krohn, Arch. f. Naturg., 1851, p. 267.
(Knospen an den vier interradialen Magenflächen mit Enkelknospen.)

Dysmorphosa fulgurans Al. Agassiz.

Al. Agassiz, North Am. Acalephae, Illustr. Cat. Mus. Comp. Zool. II, 1865, p. 163.
(Drei bis vier Knospen werden gleichzeitig angelegt, von denen die ältesten Enkelknospen bilden.)

Dysmorphosa octostyla Haeckel.

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 79. Taf. VI, Fig. 6.
(Vier kreuzweis stehende Knospen an der oberen Magenhälfte.)

Dysmorphosa minima Haeckel.

Haeckel, Syst. d. Medusen, 1879, p. 78. Taf. VI, Fig. 7.
(Mehrere Knospen an der oberen Magenwand.)

Dysmorphosa (Lizzia) sp. Allman.

Allman, Monogr. Tub. Hydroids, 1871, p. 82, Fig. 26.
(Mehrere Knospen an der Basis des Manubriums.)

Mabella gracilis Fewkes.

W. Fewkes, Stud. Jelly-fishes Narragansett-Bay. Bull. Mus. Comp. Zool., 1881, Vol. VIII, p. 146. Taf. VI, Fig. 2, 3.
(Mehrere Knospen am Magen.)

Lizusa prolifera Lendenf.

v. Lendenfeld, Australian Hydromedusae, Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1884, Vol. IX, p. 589. Taf. XXIII, Fig. 38, 39.
(Zahlreiche Knospen mit Enkelknospen an der Basis des Manubriums.)

Lizzia blondina Forbes.

E. Forbes, Brit. naked-eyed Med., 1848, p. 67. Taf. XII, Fig. 4.
(Vier interradiale Knospen an der oberen Magenwand.)

Lizzia (Margellium Haeck.) octopunctata Forbes.

E. Forbes, Brit. nak. Med., 1848, p. 64. Taf. XII, Fig. 3.
(Vier interradiale Knospen an der oberen Magenwand.)

P. J. van Beneden, Rech. faune lit. Belgique, Polypes. 1866, p. 94. Taf. III, Fig. 7—13.
(Zahlreiche Knospen an der oberen Magenwand.)

Lizzia (Margellium Haeck.) grata A. Agassiz.

W. Fewkes, Bull. Mus. Comp. Zool., 1881, Vol. VIII, p. 142. Taf. I, Fig. 1—7.
(Zahlreiche Knospen mit Enkelknospen an der Magenwand.)

Rathkea (Cytaeis) octopunctata Sars.

M. Sars, Fauna littor. Norvegiae, 1846, T. I, p. 10. Taf. VI, Fig. 7—13.
(Kreuzweise angeordnete interradiale Knospen mit Enkelknospen.)

Boehm, Helgoländer Leptomed. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 12, 1878 (Lizzia octopunctata), p. 186. Taf. IV und V.
(Zahlreiche Knospen mit Enkelknospen am oberen Magenrand.)

Ueberblickt man die Abbildungen, welche die einzelnen Beobachter von knospenden Margeliden entworfen haben, so möchte es schwer fallen, irgend eine Gesetzmässigkeit in der Stellung der Knospen herauszufinden. Bald finden wir den Magen mit zahlreichen Tochterindividuen in regelloser Anordnung übersät *(Cytaeis macrogaster, C. nigritina, Lizusa prolifera)*, bald tritt eine relativ geringe Anzahl von Knospen auf, welche sich auf die interradialen Magenflächen beschränken.

Immerhin hat schon M. Sars auf einige wichtige Thatsachen in der Gruppirung der Knospen aufmerksam gemacht, welche wir mit seinen eigenen Worten wiedergeben wollen (1846, p. 10 und 11): „An einigen am 5. Mai 1836 untersuchten Individuen bemerkte ich nämlich, dass diese Knoten (Knospen) alle horizontal (das Thier aufrecht oder mit dem Munde nach unten gedacht) oben an den Seiten des viereckigen Magens herumgestellt sind; sie sind gewöhnlich 4 in der Zahl und stehen einander gerade gegenüber; häufig sieht man aber auch unterhalb dieser noch 2—4 kleinere. Sie sind ferner gewöhnlich von ungleicher Grösse; die zwei einander gegenüber stehenden grösser als die 2 anderen, auch der eine grösser als der andere.“ Sars bemerkt nun weiterhin, dass bei manchen Individuen einer dieser Knoten sich bereits zu einer jungen Meduse entwickelt hatte, welche 16 Randfäden besass (4 Paare von je 3 radialen und 4 interradiale Tentakel) und gelegentlich Pumpbewegungen ausführte. Er beobachtete weiterhin, dass die Tochtermedusen sich von der Mutter loslösten und dass sie an dem Magen bereits eine zweite Generation von 2 resp. 4 Knospen aufwiesen. Schliesslich fügt er noch folgende Bemerkung hinzu: „Je nachdem mehrere oder wenigere Jungen sich schon losgerissen hatten, fand ich die Zahl dieser Knoten ungleich bei verschiedenen Individuen, nämlich 1—3 ausser den kleinen weiter unten am Magen sitzenden Knötchen, die je näher dem Munde desto kleiner werden; übrigens ist die Form der letzteren wie bei den anderen, nur dass sie ganz durchsichtig wie Wasser ohne sichtbare Organe sind.“

Nehmen wir die durchaus correcten Abbildungen von Sars zu Hilfe, so lassen sich seine Ermittelungen über die Knospung folgendermassen zusammenfassen: Bei jüngeren Exemplaren von *Rathkea (Cytacis) octopunctata* werden in einer Horizontalebene vier interradiale Knospen an der Magenwand angelegt, welche verschieden gross und verschieden alt sind. Die an Grösse und Alter sich am nächsten kommenden Knospen sind opponirt. Unterhalb des oberen (proximalen) Cyclus von vier Knospen kann bei älteren Exemplaren der *Rathkea octopunctata* ein zweiter Cyclus von vier verschieden grossen Knospen angelegt werden, welche dasselbe Stellungsgesetz wie die oberen aufweisen. Da die Knospen des zweiten Cyclus kleiner sind als diejenigen des ersten, so nehmen sie also im Allgemeinen gegen die Mundöffnung zu (in distaler Richtung) an Grösse ab. Die ältesten Knospen lösen sich los und schwimmen als junge Medusen, die ihrerseits wieder durch Knospung sich vermehren, umher.

Wenn wir also das durch Sars ermittelte Stellungsgesetz der vier Knospen eines Kreises anschaulich illustriren wollen und die älteste Knospe mit 1, die jüngste mit 4 bezeichnen, so erhalten wir für den oberen Kreis die Formel $\begin{matrix} & 1 & \\ 3 & & 4 \\ & 2 & \end{matrix}$.

Ueber diese durch Sars ermittelten Thatsachen ist keiner der späteren Beobachter hinausgekommen; sie haben entweder seine Angaben bestätigt oder überhaupt die gesetzmässige Stellung der Knospen nicht beachtet. Der erste, welcher die sogenannte „subsymmetrische Knospung" der Margeliden bestätigte, war Ed. Forbes (1848, p. 65 und 67), welcher sie sowohl bei der *Cytacis octopunctata*, (er schuf für sie den Gattungsnamen *Lizzia*), als auch bei der *Lizzia blondina Forb.* beobachtete. Bald darauf bekamen Busch (1851, p. 2 und 21) und Krohn (1851, p. 267) knospende Margeliden zu Gesicht, an denen sie wiederum die Angaben von Sars zu bestätigen vermochten. Krohn spricht sich in dieser Hinsicht über eine dem Medusenabkömmling von *Podocoryne carnea Sars (Dysmorphosa carnea Haeck.)* nahestehende Art folgendermassen aus: „Was die Entwicklung, die allmähliche Vermehrung und die gegenseitige Stellung der, wie bei *Cytacis octopunctata*, aus dem Magen hervorwachsenden Gemmen anbetrifft, so müsste ich hier nur das wiederholen, was Sars in seinem Werke schon so klar und anschaulich dargestellt hat. Ich beschränke mich also bloss auf die Bemerkung, dass man am Magen noch nicht völlig ausgebildeter, mit dem Mutterthiere zusammenhängender Gemmen nicht selten schon die winzigen Keime der nachfolgenden dritten Generation zu unterscheiden vermag."

Es ist auffällig, dass bei den neueren Beobachtern das Interesse an der Erforschung des Knospungsgesetzes erlischt, obwohl sie uns gelegentlich recht eingehende Darstellungen von der Ausbildung der einzelnen Knospen, theils bei neu entdeckten Arten, theils bei längst bekannten liefern. So gedenken der gesetzmässigen Anlage der Knospen weder A. Agassiz bei der Schilderung der Knospung von *Dysmorphosa fulgurans A. Ag.* (1865, p. 163), noch P. J. van Beneden (1866, p. 52—55, 94) und Böhm (1878, p. 128—135) bei *Lizzia octopunctata*, noch auch Fewkes (1881, p. 144—145) bei der nahe verwandten *Lizzia grata A. Ag.* Haeckel bezieht sich zwar in seinem „System der Medusen" auf die Schilderung von M. Sars, hebt indessen hervor, dass bei *Cuboqaster gemmascens* (1879, p. 76) und bei *Dysmorphosa octostyla* (p. 78) die älteste Knospe der jüngsten opponirt sei. Ich darf wohl annehmen, dass bei den genannten Medusen die Verhältnisse ebenso liegen, wie es Sars bereits richtig für *Rathkea octopunctata* hervorgehoben hat, und dass demgemäss die älteste Knospe der zweitältesten opponirt ist. Am eingehendsten hat unter den zuletzt genannten Beobachtern Böhm (1878) die Margelidenknospung

bei *Rathkea octopunctata* verfolgt. So zutreffend auch manche seiner Angaben sind, so ist es immerhin befremdlich, dass er die trefflichen Beobachtungen von Sars nicht nur ignorirte, sondern auch bezüglich der gesetzmässigen Stellung der Knospen durchweg Irrthümliches berichtet und abbildet. Nach seinen Angaben sieht man „sechs, sieben und mehr Knospen in allen Stadien der Entwicklung zugleich den Magen rundum besetzen“. Von einem Stellungsgesetz ist keine Rede, und in den Abbildungen (Taf. IV, Fig. 1, 2) werden die Tochterknospen in die Radien verlegt, während doch schon Sars richtig deren interradiale Lagerung darstellte!

Das Knospungsgesetz der Rathkea (Lizzia) octopunctata Sars.

Tafel II.

Die Angaben von M. Sars über die gesetzmässige Stellung der vier kreuzweise opponirten Knospen eines Cyclus liessen es mir wünschenswerth erscheinen, das Knospungsgesetz einer erneuten Prüfung zu unterziehen und es auf breiterer Basis auch für die nachfolgenden Cyclen festzustellen. Ich durfte erwarten, dass sich auch für die gesammten an einem Manubrium erzeugten Knospen ein Stellungsgesetz ergeben möchte, und bin in dieser Hinsicht nicht enttäuscht worden. Zudem ergab sich im Verlaufe der Untersuchung eine so eigenartige und überraschende Anlage der Einzelknospe, dass ich keinen Anstand nehmen möchte, meine hierauf bezüglichen Beobachtungen zu veröffentlichen.

Das Material zu meiner Untersuchung verdanke ich Dr. Hartlaub, welcher mir zahlreiche, mit Chromessigsäure trefflich conservirte Exemplare der *Rathkea (Lizzia) octopunctata* zukommen liess — jener Margelide also, an welcher Sars die Medusenknospung entdeckt hatte. Die Exemplare waren am 13. Februar 1894 im Nordhafen von Helgoland erbeutet worden und befanden sich ohne Ausnahme im Zustande üppigen Proliferirens. Im Gegensatz zu den Angaben von Böhm (1878, p. 129), welcher Individuen beobachtete, die gleichzeitig Knospen und männliche Geschlechtsprodukte ausbildeten, vermisste ich durchaus jegliche Spur von Sexualorganen an den knospenden Exemplaren. Ich werde indessen noch Veranlassung nehmen, darauf hinzuweisen, dass offenbar Böhm die jüngsten Knospenanlagen für Hodenpusteln hielt.

a. *Systematische Bemerkungen.*

Da es nicht in meiner Absicht liegt, eine eingehende Schilderung vom Gesammtbau der *Rathkea octopunctata* zu geben, so verweise ich in dieser Hinsicht auf die früheren Beschreibungen, unter denen namentlich diejenige von Böhm (1878, p. 186—189) die charakteristischen Züge zutreffend hervorhebt. Die mir vorliegenden Exemplare weisen eine Schirmhöhe von 1—2.2 mm auf und lassen die auch von den früheren Beobachtern betonte Variabilität im Gesammthabitus und in der Ausbildung einzelner Organsysteme erkennen. Bald erscheint der aborale Pol der Schirmgallerte kuppelförmig vorgewölbt, bald vermisst man einen knopfförmigen Aufsatz. Nicht minder variabel ist das relative Grössenverhältniss zwischen Manubrium und Umbrella, insofern bei den jungen Exemplaren das Manubrium die halbe Schirmhöhe überbietet, während es bei den älteren nur etwa ein Drittel der Schirmhöhe erreicht. Jeder der vier perradialen Mundgriffel war bei den grösseren Exemplaren viergetheilt, insofern er zwei kürzere proximale und zwei längere distale, in Nesselknöpfe auslaufende Zweige erkennen liess (Taf. II, Fig. 1—4).

Besonders auffällig trat der Fluss der äusseren Erscheinung in dem Verhalten der Tentakelbündel hervor. Bei manchen Exemplaren waren sämmtliche Tentakel zu kurzen Stummeln reducirt, wie dies Böhm bereits beobachtet und abgebildet hat (1878, Taf. IV, Fig. 2). Dieses Verhalten betrifft nicht nur ältere, sondern auch jugendliche Individuen. Dazu schwankt die Zahl der Fangfäden. Die meisten Exemplare besassen 20 Tentakel, insofern die vier perradialen Randbündel aus je drei, die vier interradialen aus je zwei Fangfäden sich zusammensetzten. Einzelne ältere Individuen vermehrten die Tentakel dadurch auf 24, dass auch die interradialen Bündel aus je drei Fäden bestanden. In einem Falle beobachtete ich ein grosses Exemplar, welches an zwei perradialen Bündeln vier Tentakel (im Ganzen 26) angelegt hatte.

Angesichts dieser weit gehenden Variabilität in dem Gesammthabitus und speziell auch in der Zahl der Randfäden erscheint es mir fraglich, ob Haeckel im Rechte ist, wenn er nach der Zahl der Randfäden die beiden Genera *Margellium* und *Rathkea* aufstellt. Das Genus *Margellium* wird dadurch charakterisirt, dass die vier perradialen Bündel mit mehr Fäden als die vier interradialen ausgestattet sind, während bei dem Genus *Rathkea* alle acht Bündel gleich sind. Demgemäss rechnet Haeckel die westatlantische *Lizzia grata* zu *Margellium*, die ostatlantische *Lizzia octopunctata* hingegen zur Gattung *Rathkea*. Nun muss ich Fewkes (1881, p. 142) durchaus beistimmen, wenn er die amerikanische *Lizzia grata A. Ag.* als die nächste Verwandte der *Rathkea octopunctata Sars* betrachtet. Nach der von Fewkes gegebenen Darstellung von *Lizzia grata* erscheint es mir sogar fraglich, ob zwischen beiden Lokalformen specifische Unterschiede existiren. Im proliferirenden Zustande gleicht *Lizzia grata* so vollkommen der europäisch-atlantischen Form, dass weder aus dem Gesammthabitus, noch aus der Zahl der Tentakel (welche 24 nicht übersteigt) ein Motiv für die Artunterscheidung zu entnehmen ist. Wenn nun nach den Angaben von A. Agassiz (1865, p. 161) *Lizzia grata* im geschlechtsreifen Zustand die Zahl der Mundgriffeläste auf sieben und der perradialen Tentakel auf fünf vermehrt, so liegen hier Umbildungen vor, die sicherlich auch der europäisch-atlantischen Lokalform zukommen. Ich beziehe mich in dieser Hinsicht auf meine oben angedeutete Wahrnehmung, dass schon im proliferirenden Zustande die Dreizahl der perradialen Tentakel überboten werden kann.

Wenn ich nun auch der Ansicht bin, dass die Gattung *Margellium* einzuziehen ist, weil die auf die Zahl der radialen und interradialen Tentakel basirte Diagnose nicht haltbar ist, so glaube ich doch, dass wir einstweilen noch an der generischen Unterscheidung von *Lizzia* und *Rathkea* festhalten dürfen. Die Gattung *Rathkea* wurde bereits 1838 von Brandt für eine Margelide des schwarzen Meeres begründet, welche fiederästig gespaltene Mundgriffel und acht Tentakelbündel besitzt. Demgemäss bezieht Haeckel alle Margeliden mit einfachen, unverästelten Mundgriffeln und mit acht Tentakelbündeln zum Genus *Lizzia*, diejenigen mit gespaltenen Mundgriffeln und acht Tentakelbündeln zum Genus *Rathkea*. Es muss einer späteren Untersuchung der Entscheid vorbehalten bleiben, ob thatsächlich die auf die Gestalt der Mundgriffel basirte Unterscheidung zu einer generischen Trennung berechtigt. Sollte sich die Angabe von Rathke (1835, p. 327) bestätigen, dass die als Typus der Gattung *Rathkea* geltende *Oceania*(?) *Blumenbachii* thatsächlich acht Radiärgefässe besitzt (Haeckel vermuthet vielleicht nicht mit Unrecht, dass die vier interradialen Anwachsstreifen der subumbralen Muskulatur für Gefässe gehalten wurden), so würde es am zweckmässigsten sein, die Genusdiagnose der Gattung *Lizzia* auch auf alle Margeliden mit verästelten Mundgriffeln und mit acht Tentakelbündeln auszudehnen.

Als Resultat der hier gegebenen Ausführungen gestatte ich mir folgende tabellarische Uebersicht der Synonymie von *Rathkea octopunctata* zu geben.

Rathkea octopunctata M. Sars.

Cytaeis octopunctata.

M. Sars, 1835. Beskrivelser og Jagttagelser etc., p. 6. Taf. I, Fig. 3 a—g.

Hippocrene octopunctata.

Forbes, 1841. Ann. and Magaz. Nat. Hist., Vol. VII, p. 84.

Bougainvillea octopunctata.

Lesson, 1843. Hist. nat. Zoophytes. Acalèphes, p. 292.

Cytaeis octopunctata.

M. Sars, 1846. Fauna littoralis Norvegiae I, p. 10. Taf. 4, Fig. 7—13.

Lizzia octopunctata.

Forbes, 1848. Brit. naked-eyed Medusae, p. 64. Taf. 12, Fig. 3 a—e.

Lizzia octopunctata.

L. Agassiz, 1862. Contrib. Nat. Hist. U. St. IV, p. 345.

Lizzia grata.

A. Agassiz, 1865. Illustr. Catal. North. Am. Acalephae, p. 161, Fig. 252—258.

Lizzia octopunctata.

P. J. van Beneden, 1866. Rech. faune litt. de Belgique, p. 94. Taf. III, Fig. 7—13.

Lizzia octopunctata.

Böhm, 1878. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 12, p. 186. Taf. 4—6, Fig. 1—4.

Margellium octopunctatum.

Haeckel, 1879. Syst. d. Med., p. 95.

Margellium gratum.

Haeckel, 1879. Syst. d. Med., p. 95.

Rathkea octopunctata.

Haeckel, 1879. Syst. d. Med., p. 97.

Lizzia grata.

Fewkes, 1881. Bull. Mus. Comp. Zool., p. 142. Taf. I, Fig. 1—7.

Mag nun auch *Rathkea octopunctata* so variabel sein, dass man sie je nach ihrem Entwicklungsgrad verschiedenen Gattungen und Arten zurechnete, so ist es doch andererseits in hohem Maasse bemerkenswerth, dass die Knospen auf allen Entwicklungsstufen (welche successive die durch die Genera *Dysmorphosa*, *Lizzia*, *Margellium*, *Rathkea* charakterisirten Stadien durchlaufen) in strengster Gesetzmässigkeit angelegt werden.

b. *Das Knospungsgesetz.*

Da ich schon oben des von Sars für die vier Knospen eines Cyclus ermittelten Stellungsgesetzes gedachte, so ergaben sich für die Erforschung eines die gesammte Reihenfolge der Knospen umfassenden Stellungsgesetzes folgende Fragen:

1. Wie viele Kreise von je vier Knospen werden überhaupt angelegt?
2. Gilt für jeden Kreis das Gesetz, dass die opponirten Knospen sich in Alter und Ausbildung am nächsten stehen?
3. In welchem Verhältniss stehen die jüngeren Knospenkreise zu den älteren?
4. Werden (ähnlich wie bei den Sarsiaden) Reserveknospen ausgebildet?
5. Wie verhalten sich die Enkelknospen zu den Tochterknospen?

Auf alle Fragen vermag ich einen positiven und für jeden Einzelfall zutreffenden Entscheid zu geben.

ad 1. Was zunächst die Frage nach der Zahl der aus je vier Knospen bestehenden Cyklen anbelangt, so hat schon Sars, wie oben hervorgehoben wurde, darauf aufmerksam gemacht, dass unterhalb des zuerst gebildeten Kreises ein zweiter von „zwei bis vier kleinen“ Knospen angelegt wird. Ich finde diesen constant aus vier Knospen sich zusammensetzenden Kreis bei allen Exemplaren der *Rathkea* deutlich ausgebildet und will gleich betonen, dass er schon bei den älteren, noch festsitzenden Tochtermedusen zur Ausbildung gelangt (Fig. 13). Um durch eine leicht verständliche Bezeichnung die gesetzmässige Anordnung der Knospen klar zu legen, so mögen die successive aufeinander folgenden Knospen mit fortlaufenden Nummern versehen werden. Demgemäss seien diejenigen des ersten (proximalen) Kreises mit 1 bis 4, diejenigen des zweiten Kreises mit 5 bis 8 numerirt (vergleiche die Figuren 1—4 auf Taf. II.).

Ausser diesem zweiten Knospenkreise finde ich schon bei sämmtlichen Exemplaren von mittlerer Grösse einen dritten (9 bis 12), und endlich bei den grössten Individuen auch einen vierten Kreis von je vier Knospen angelegt (Fig. 4). Die Knospen des vierten Kreises sind allerdings in ihrer Ausbildung noch weit zurück; deutlich vorgewölbt trifft man meist nur die beiden ältesten (13 und 14), während die beiden jüngeren nur durch eine leise Verdickung des Ektoderms angedeutet sind. Einen fünften Knospenkreis konnte ich bei keinem Exemplar wahrnehmen, obgleich ich nicht bestreiten will, dass unter besonders günstigen Verhältnissen auch ein solcher zur Ausbildung gelangen möchte. Immerhin erscheint es mir fraglich, ob bei der relativ geringen Grösse der proliferirenden Meduse mehr als vier resp. fünf Knospenkreise angelegt werden, da die Knospen des untersten (distalen) Kreises bereits in der Höhe der Mundgriffelbasis angelangt sind und das Territorium für Entwicklung weiterer Knospen beengt erscheint. Da nun auch das Manubrium als vierseitige Pyramide sich gegen die Mundöffnung kegelförmig zuspitzt (Fig. 5), so ergibt sich ohne Weiteres, dass die Knospen der älteren (proximalen) Kreise in einem weiteren Cyclus angeordnet sind, als die nahe an einander gedrängten Knospen der jüngeren (distalen) Kreise.

Durch die successive Anlage der Knospenkreise erklärt es sich auch weiterhin, dass die Knospen der jüngeren Cyklen kleiner sind als diejenigen der älteren, und dass sie einem entsprechend früheren Entwicklungsstadium angehören.

Wir können also die zuerst aufgeworfene Frage nach der Zahl der Knospenkreise dahin beantworten, dass bei *Rathkea octopunctata* allmählich vier Knospenkreise angelegt werden, welche, aus je vier Knospen bestehend, in distaler Richtung an Grösse und Ausbildungsgrad der Knospen abnehmen.

Ich brauche wohl kaum darauf hinzuweisen, dass in der successiven Grössenabnahme der Margelidenknospen gegen die Mundöffnung (in distaler Richtung) sich eine sinnfällige Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Tochterknospen bei den Sarsiaden ergibt.

ad 2. Was nun das Grössen- und Stellungsverhältniss der Knospen anbelangt, so gilt für jeden einzelnen Kreis folgendes Gesetz: Die Knospen sind an Grösse und entsprechendem Ausbildungsgrad verschieden und derart angeordnet, dass die an Alter sich zunächst kommenden opponirt stehen.

Diese gesetzmässige und kreuzweise erfolgende Opposition der im Alter sich zunächst stehenden Knospen hat M. Sars für den ersten Knospenkreis richtig erkannt. Ich ergänze seine Darstellung durch eine Beobachtung, welche ich an sämmtlichen mir vorliegenden Exemplaren bestätigt fand. Betrachtet man nämlich die knospende Meduse vom aboralen Pol und stellt man die älteste Knospe dorsal (nach oben), so liegt stets die drittälteste Knospe links, die jüngste dagegen rechts von der ältesten (Fig. 11). Selbstverständlich kehrt sich das Verhältniss um, wenn man die Meduse resp. das Manubrium von der Mundöffnung aus betrachtet (Fig. 3). Ob das zuletzt erwähnte Stellungsgesetz ohne Ausnahme für sämmtliche Bruten der *Rathkea* gilt, vermag ich nicht zu beurtheilen. Wir wissen ja, dass gelegentlich Inversionen zur Ausbildung gelangen, und ich weise — um einen Fall aus dem Typus der Cölenteraten anzugeben — darauf hin, dass die Gruppenanhänge der Physalien bald linksseitig, bald rechtsseitig entwickelt werden. Jedenfalls sehe ich mich veranlasst, darauf hinzuweisen, dass die Abbildung, welche Sars von einer knospenden *Rathkea* mittheilt (1846, Taf. 4, Fig. 8) mit dem von mir hervorgehobenen Verhalten insofern nicht übereinstimmt, als die drittälteste Knospe bei der Ansicht vom aboralen Pol rechtsseitig gelagert ist. Ob hier ein leicht entschuldbarer Beobachtungsfehler vorliegt oder ob thatsächlich derartige Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten vorkommen, muss ich unentschieden lassen.

Die vier Knospen eines Cyclus finde ich bei den frühesten Stadien in einer Horizontalebene angeordnet. In den älteren Cyclen lässt sich hingegen gelegentlich eine leichte Verschiebung beobachten, insofern die beiden jüngeren Knospen ein wenig tiefer (mehr distalwärts) gelagert sind.

Auf den ersten Blick ergibt sich somit in dem genannten Stellungsgesetz der Knospen eine auffällige Abweichung vom Verhalten bei den Sarsiaden. Prüft man indessen die Stellung der ersten Knospen an dem Manubrium von Tochterknospen der *Dipurena*, so lässt sich immerhin eine Uebereinstimmung nachweisen. Wie ich nämlich schon oben (p. 7) hervorhob, sind die beiden zuerst angelegten Enkelknospen ziemlich genau opponirt (Taf. I, Fig. 3), während allerdings die dritt- und viertälteste Knospe niemals in gleicher Höhe mit der ersten und zweiten zur Entwicklung gelangen. Die Opposition der Knospen erscheint somit für die Sarsiaden als das primäre Verhalten, aus dem sekundär durch ungewöhnliche Längsstreckung des Manubriums die seriale Anordnung zu einer langgezogenen Spirale resultirt.

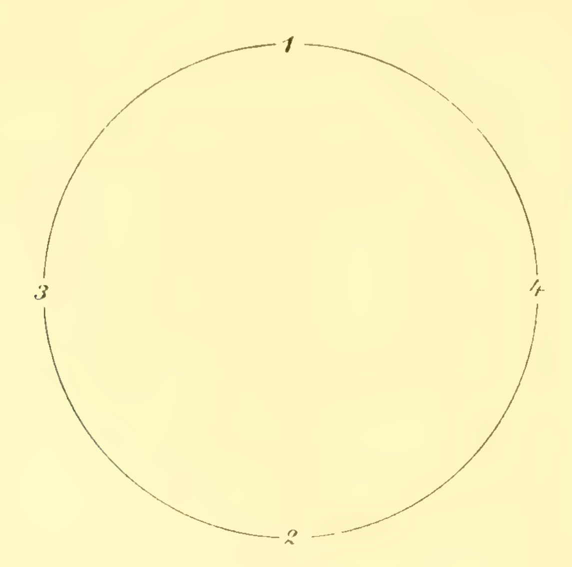
ad 3. Nachdem wir nachgewiesen haben, dass mehrere Knospenkreise angelegt werden und dass für jeden einzelnen Kreis das eben erwähnte Stellungsgesetz gilt, so haben wir nun die Frage zu entscheiden, in welcher Beziehung die Knospen eines Kreises zu jenen des anliegenden älteren (proximalen) resp. jüngeren (distalen) stehen. Es liegt auf der Hand, dass erst aus der Beantwortung dieser Frage sich ein Knospungsgesetz ergibt, welches die Gesammtheit der Tochtermedusen umfasst. Für alle knospenden Exemplare der *Rathkea* gilt nun ohne Ausnahme das Gesetz, dass die ältesten Knospen eines Kreises genau unter den ältesten Knospen des vorausgehenden Kreises stehen. Daraus ergibt sich ohne Weiteres, dass auch die zweit-, dritt- und viertältesten Knospen eines jeden Kreises genau unter resp. über den entsprechenden Knospen der vorausgehenden und nachfolgenden Kreise angeordnet sind. Da nun

einerseits die Knospen eines distalen Kreises jünger sind als diejenigen eines anliegenden proximalen, und da andererseits innerhalb eines einzelnen Kreises die vier Knospen an Alter ungleich sind, so ergibt sich weiterhin, dass die gesammten Tochterknospen an Alter, Grösse und entsprechendem Entwicklungsgrad ungleich sind. Sie liegen an den interradialen Magenflächen zu vier Längsstreifen angeordnet und nehmen innerhalb eines jeden Längsstreifens in distaler Richtung continuirlich an Grösse ab.

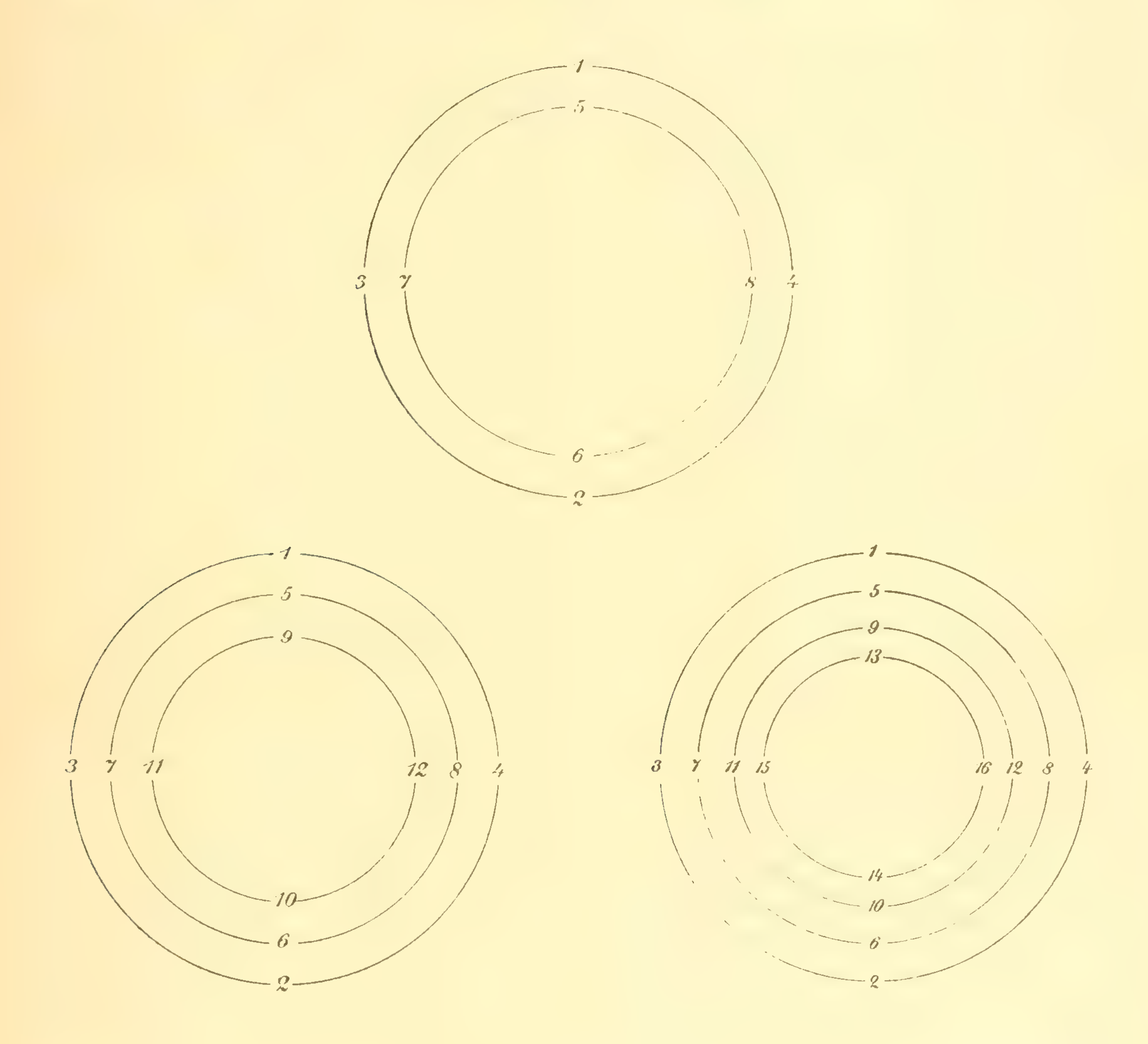
Wir vermögen daher als Resultat unserer bisherigen Betrachtungen folgendes Knospungsgesetz zu formuliren: *Rathkea octopunctata* bildet an den interradialen Magenflächen mehrere Knospenkreise aus, welche aus je vier kreuzweise opponirten Knospen bestehen. Sämmtliche Tochterknospen sind ungleichalterig und ordnen sich zu vier interradialen Längsstreifen an, innerhalb deren sie distalwärts (gegen den Mundrand zu) continuirlich an Grösse abnehmen. Die ältesten resp. zweit-, dritt- und viertältesten Knospen je eines Kreises stehen genau unter den entsprechenden Knospen des vorausgehenden proximalen Kreises. Jener Längsstreif, welcher die ältesten Tochterknospen je eines Kreises enthält, ist demjenigen opponirt, welcher die zweitältesten Tochterknospen umfasst. Denkt man sich den aus den ältesten Knospen der einzelnen Kreise zusammengesetzten Längsstreif bei aboraler Ansicht der Muttermeduse dorsal gestellt, so liegt der die drittältesten Knospen umfassende Längsstreif links, der die viertältesten enthaltende rechts.

Es wird sich vielleicht empfehlen, das hier entwickelte Knospungsgesetz durch einige Formeln zu erläutern. Um dieselben möglichst anschaulich zu gestalten, wähle ich nicht eine Buchstabenbezeichnung für die Tochterknospen, sondern gemäss dem oben gemachten Vorschlag Ziffern, welche gleichzeitig das Alter der Knospe andeuten. Da weiterhin die jüngeren Knospenkreise wegen der kegelförmigen Gestalt des Manubriums einen geringeren Durchmesser besitzen als die älteren, so zeichne ich sie concentrisch in die letzteren ein.

Für die vier ältesten Knospen ergibt sich somit folgendes Stellungsgesetz:



Für jene Medusen, welche zwei, drei resp. vier Knospenkreise entwickelt haben, würden folgende Formeln gelten:



Aus dem Knospungsgesetz resultirt ferner, dass bei streng geometrischer Beurtheilung des Baues der knospenden Meduse sowohl die radiäre, als auch bilaterale Architektonik gestört erscheint. Denn wir vermögen weder die vierstrahlige Margelide in vier congruente Viertel zu zerlegen, noch auch sind die Knospen symmetrisch derart angeordnet, dass wir zwei spiegelbildlich gleiche Hälften erhalten.

Ausnahmen von dem Knospungsgesetz habe ich unter den zahlreichen Exemplaren (ich zeichnete mir deren ungefähr dreissig) niemals beobachtet. Wohl aber bekam ich zwei ältere

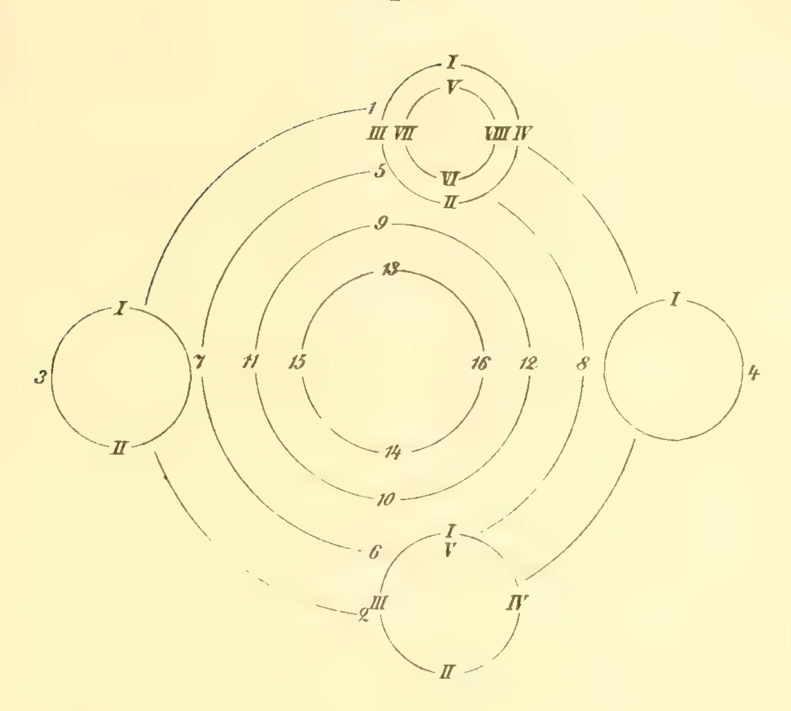
Individuen zu Gesicht, bei denen die Knospen eines Längsstreifens nicht genau in einer Linie untereinander standen, insofern eine Tochterknospe in adradialer Richtung verschoben war.

Die Knospen lösen sich nun, genau ihrem Alter entsprechend, successive von dem Manubrium los. Unter den mir vorliegenden Exemplaren fand ich einige, bei denen die Trennung der ältesten Tochterknospe bereits vor oder kurz nach Anlage des dritten Knospenkreises erfolgt war (Fig. 2). Andererseits fand ich auch Exemplare mit vier Knospenkreisen, bei denen noch keine Tochtermeduse sich losgelöst hatte (Fig. 4). Die zweitälteste und in einigen wenigen Fällen auch die drittälteste Knospe waren ebenfalls auf älteren Stadien abgefallen. Da mir keine Exemplare vorlagen, bei denen die Trennung der Tochterknospen weiter gediehen war, so bemerke ich, dass man ein ungefähres Urtheil über die Zahl der abgefallenen Knospen aus der Stellung der ältesten noch ansitzenden sich zu bilden vermag. Wenn dieselben in der Mitte des Manubriums oder erst im unteren Drittel desselben beginnen, so müssen der oberste oder die beiden obersten Knospenkreise bereits zur Loslösung gelangt sein, weil der älteste Knospenkreis stets den proximalen Magenabschnitt umsäumt.

ad 4. Ein wesentlicher Unterschied zwischen knospenden Sarsiaden und Margeliden ergibt sich insofern, als niemals bei Margeliden Reserveknospen angelegt werden. Ich habe weder bei *Rathkea* noch auch bei der später zu besprechenden *Cytaeis macrogaster* neben den Tochterknospen Anlagen bemerkt, welche man nach Analogie der Sarsiaden als Reserveknospen in Anspruch nehmen könnte. Da sie auch auf keiner Abbildung von knospenden Margeliden angedeutet werden, so glaube ich, dass der Mangel von Reserveknospen für alle Vertreter der Gruppe charakteristisch ist.

ad 5. Wie bereits Sars, Krohn und mehrere neuere Beobachter bemerkten, so bilden sich an den Manubrien der festsitzenden Tochtermedusen wiederum die Knospen für eine Enkelgeneration aus. Nach meinen Wahrnehmungen erfolgt ihre erste Anlage genau nach dem oben formulirten Knospungsgesetz auf jenen frühen Stadien, wo die Tochterknospen nur acht stummelförmige Tentakel (vier längere radiale und vier kürzere interradiale) besitzen. Fig. 10 stellt den Querschnitt durch ein derartiges jüngeres Stadium dar, auf dem erst eine Enkelknospe (I) sich entwickelt hat. Die opponirte zweite Enkelknospe (II) wird lediglich durch eine Verdickung des Ektoderms angedeutet. Bei den ältesten Tochterknospen hat vor ihrer Loslösung von dem Mutterthier die Entwicklung der Enkelknospen bedeutende Fortschritte gemacht. Der erste Knospenkreis von vier Enkelknospen ist vollständig zur Ausbildung gelangt (Fig. 11), während der zweite Knospenkreis die jüngsten Enkelanlagen wenigstens durch Ektodermverdickungen andeutet. Auf Fig. 13 ist ein kleiner Theil des Längsschnittes durch eine Tochterknospe dargestellt, welcher eine Enkelknospe (II) des ersten Cyclus (sie entspricht in ihrer Ausbildung etwa der Knospe III von Fig. 11) und die darunter gelegene Ektodermverdickung für die entsprechende Enkelknospe des zweiten Kreises (VI) getroffen hat.

Wenn wir daher die obigen Formeln für das Knospungsgesetz durch Einfügen der Bezeichnungen für die Enkelknospen ergänzen und durch in kleine Kreise eingetragene römische Ziffern die letzteren andeuten, so würde sich für eine üppig proliferirende *Rathkea* mit vier Knospenkreisen folgendes Schema ergeben:



Was nun das Stellungsverhältniss der Enkelknospen anbelangt, so bemerke ich, dass in den meisten Fällen eine durch zwei opponirte Enkelknospen gelegte Ebene die Hauptachse der Muttermeduse unter einem Winkel von 45° schneidet.

Es liegt auf der Hand, dass durch die frühzeitige und üppige Produktion von Enkelknospen eine ungemein ausgiebige ungeschlechtliche Vermehrung der Margeliden bedingt wird. So berichten denn auch A. Agassiz (1865, p. 163) und Fewkes (1881, p. 143), dass die knospenden Margeliden — speziell *Dysmorphosa fulgurans* und *Lizzia grata* — in grossen Schwärmen erscheinen. „This medusa *(Dysmorphosa fulgurans)* is sometimes so abundant that the whole sea, when disturbed, is brilliantly lighted by the peculiar bluish phosphorescent color which they give out.“ Das Leuchtvermögen der Margeliden, welches Agassiz hier von *Dysmorphosa* hervorhebt, hat übrigens schon Rathke bei der gleichfalls in grossen Schwärmen erscheinenden *Rathkea (Oceania) Blumenbachii* beobachtet (1835, p. 322).

Ziemlich übereinstimmend berichten weiterhin die meisten Beobachter, dass die ungeschlechtliche Vermehrungsweise bei Margeliden der Produktion von Geschlechtsprodukten vorausgehe. Wann die Bildung derselben bei *Rathkea octopunctata* anhebt, vermag ich nicht anzugeben, da ich (wie oben bereits hervorgehoben wurde) keine Spur von Geschlechtsanlagen bei den mir vorliegenden Exemplaren bemerken konnte. Möglich ist es, dass die in den Radien auftretenden Ovarien und Hoden schon gebildet werden, während die untersten Knospenkreise dem Manubrium noch ansitzen. Jedenfalls spricht für diese Vermuthung die Beobachtung von Haeckel (1879, p. 74), dass bei *Cytaeis nigritina* unterhalb der Gonaden zahlreiche Knospen dem Magen aufsassen.

Was ich hier für *Rathkea* unerledigt lassen musste — nämlich die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung — das glaube ich in dem weiteren Verlaufe dieser Mittheilungen für eine zweite Margelidenart, *Lizzia Claparèdei*, erschöpfend darlegen zu können.

Die Entwicklung der Knospen von Rathkea octopunctata.

Als ich zur Untersuchung der gesetzmässig erfolgenden Knospung Manubrien von *Rathkea octopunctata* frei präparirte und dieselben nach bekannten Methoden aufhellte, stiess ich an den jüngsten Knospenanlagen auf Bilder, welche so auffällig von allem abwichen, was bisher als Norm für die Cölenteratenknospung galt, dass ich mich entschloss, weiter zu greifen und vermittelst Schnittserien einen genaueren Einblick in die feineren Vorgänge zu erhalten. Ich war auf das gleich mitzutheilende überraschende Ergebniss um so weniger vorbereitet, als die eingehenden Angaben von Böhm (1878, p. 128—135) über die Knospung von *Rathkea* ein Abweichen von dem gewöhnlichen Verhalten nicht erwarten liessen. Allerdings hat Böhm seine Untersuchungen lediglich am lebenden Material angestellt, und diesem Umstande mag es wesentlich zuzuschreiben sein, dass er gerade über den wichtigsten Punkt — nämlich über die erste Anlage der Knospe — zu unrichtigen Vorstellungen gelangte. Ueber die Ausführung seiner Beobachtungen spricht sich Böhm folgendermassen aus: „Da die Knospen bis zu ihrer Ablösung von der proliferirenden Meduse fast glasartig durchsichtig, ja für die Erkennung der einzelnen Theile oft fast zu transparent bleiben, so kann man ihre Struktur auch ohne die Anfertigung von Durchschnitten studiren. Letztere würden auch bei der Kleinheit und Zartheit der Objekte und ihrer grossen Empfindlichkeit gegen Behandlung mit Reagentien nur schwerlich genügend ausfallen und unklarer als die optischen Durchschnitte bleiben.“

So werthvoll es mir nun auch einerseits ist, dass die Knospenentwicklung der *Rathkea* sorgfältig am lebenden Objekt verfolgt wurde und dass demgemäss eine genaue Controle der Veränderungen ermöglicht wird, welche die Conservirung des Objektes bedingt, so glaube ich doch andererseits darauf hinweisen zu dürfen, dass es an der Hand unserer neueren Untersuchungsmethoden nicht schwer fällt, alle Bedenken zu beseitigen, welche Böhm im Vorstehenden äusserte. Ich betone daher nochmals, dass die Conservirung vermittelst Chromessigsäure weder Form noch Struktur der Knospen beeinträchtigt und dass die Kleinheit des Objektes keinen Hinderungsgrund abgibt, instruktive Schnittserien anzufertigen. Die frei präparirten Manubrien — gelegentlich auch die ganzen Medusen — wurden theils mit alkoholischem Carmin, theils mit Pikrocarmin oder mit der Auerbach'schen Mischung von Säurefuchsin und Methylgrün gefärbt und dann in Paraffin eingebettet und geschnitten. Es fällt nicht schwer, die Objekte im Paraffinblock vermittelst der Lupe vor dem Schneiden so genau zu orientiren, dass man auf Querschnitten durch die Manubrien gleichzeitig die vier Knospen eines Kreises trifft, oder dass man auf Längsschnitten zwei opponirte interradiale Knospenreihen median durchschneidet. Die Längsschnitte durch Manubrien sind deshalb besonders instruktiv, weil die dem Beschauer zugekehrten resp. abgewendeten Knospenreihen Querschnitte, die links und rechts gelegenen hingegen Längsschnitte durch die einzelnen Knospen liefern. Das Studium der Knospung von *Rathkea* ist weiterhin für die Erkenntniss der frühesten Entwicklungsvorgänge insofern von besonderem Interesse und Werthe, als wegen der im vorigen Abschnitte dargelegten gesetzmässigen Knospenanlage sich scharf die Stelle angeben lässt, an welcher eine Knospe sich ausbilden muss. Gerade wegen dieser durch ein Knospungsgesetz ermöglichten scharfen Orientirung über diejenigen Stellen, wo Knospen sich späterhin äusserlich hervorwölben, schien es mir auch aus einem anderen, später zu betonenden Grunde von Interesse, den frühesten Stadien nachzuspüren.

Das Ergebniss meiner Untersuchung war ein für mich so überraschendes und befremdendes, dass ich lange zögerte, die Richtigkeit der gewonnenen Einsicht anzuerkennen. Wir werden von allgemeinen Anschauungen geleitet und leben uns oft derart in dieselben ein, dass wir nur widerstrebend Thatsachen anerkennen, welche eine Ausnahme von dem bisher in der Theorie Verständlichen und durch gewissenhafte Untersuchungen Gesicherten darstellen. Als theoretisch verständlich und durch fremde sowohl, wie eigene Untersuchungen wohlbegründet hatte ich im Gegensatz zu neuerdings geäusserten Vorstellungen die Thatsache hingenommen, dass an dem Aufbau der Knospen bei Cölenteraten sich beide Keimblätter, nämlich Ektoderm und Entoderm, betheiligen. Nun zwingen mich meine Befunde bei *Rathkea octopunctata* zu dem Schluss, dass hier eine Ausnahme vorliegt, insofern die Medusenknospe nur einem Keimblatt, nämlich dem Ektoderm, ihre Entstehung verdankt. Dieses ist das wesentliche Resultat meiner im Nachstehenden wiederzugebenden Beobachtungen, und so gestatte ich mir, einige kurze historische Bemerkungen als Einleitung vorauszusenden.

a. *Die neueren Anschauungen über Knospenbildung bei Cölenteraten.*

Die Auffassung, dass die Knospe an der mütterlichen Wandung unter Betheiligung beider Keimblätter ihre Entstehung nehme, galt unbestritten bis in die jüngste Zeit. Für diese Auffassung spricht einerseits der Umstand, dass man auf frühen und späten Stadien Ektoderm und Entoderm des Mutterthieres continuirlich in die entsprechenden Schichten der Knospe übergehen sieht, andererseits die Thatsache, dass Knospen nur da entstehen, wo beiden Blättern des Mutterthieres die Betheiligung am Aufbau der Knospen ermöglicht ist. Es ist mir nur ein Fall bekannt, wo man den Sitz der Knospen in Regionen verlegte, welche lediglich einem Keimblatt die Ausbildung der Knospen anheimgeben. Er betrifft die sogenannte „innere Knospung“ der Aeginiden — einen Vorgang, der auch heute noch manches Räthselhafte darbietet. Die Aeginiden (und zwar speziell die *Cunina*-Arten) sind nämlich durch die Fähigkeit ausgezeichnet, an der Magenwandung junge Medusen zu produciren, welche in einigen Fällen die Charaktere der Mutterthiere aufweisen, in anderen hingegen frühzeitig Geschlechtsprodukte ausbilden und auffällig von dem mütterlichen Organismus abweichen [1]). Mag man nun diese im Gastrovaskularraum lebenden jungen Aeginiden als Abkömmlinge der Medusen-Wirthin oder als Parasiten betrachten, so lehren doch jedenfalls die Beobachtungen von Metschnikoff (1886, a, p. 102—125), dass es sich hier nicht um eine vom Entoderm des Magens ausgehende Knospung handelt. Nach Metschnikoff nehmen die jungen Aeginiden aus Keimen ihre Entstehung, welche in den entodermalen Geschlechtsdrüsen entstehen, späterhin auswandern und unbefruchtet sich weiter entwickeln. Ob Metschnikoff mit seiner Deutung, dass die genannten Keime Sporen resp. parthenogenetisch sich entwickelnde Eier repräsentiren, das Richtige getroffen hat, mag einstweilen dahingestellt bleiben; jedenfalls ist es sicher, dass eine ohne Betheiligung des Ektoderms erfolgende Knospung nicht vorliegt [2]).

---

[1]) Eine gedrängte Darstellung von dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse der sogenannten „inneren Knospung“ der Aeginiden habe ich in Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs (1894, p. 236—239) gegeben.

[2]) Es wäre nicht undenkbar, dass die genannten „Sporen“ ächte Eier repräsentiren, welche von den geschlechtsreif werdenden parasitirenden Aeginiden herstammen und zwischen die Gewebe des Gastrovaskularraumes eindringen. Dann würde die Thatsache, dass die Wirthe ebenfalls reife Samen- und Eizellen ausbilden, weniger befremdlich erscheinen.

Im Gegensatz zu der herrschenden Auffassung, dass die Knospe als Ausstülpung der Leibeswand beiden Keimblättern ihren Ursprung verdanke, kam Weismann (1892, p. 204—209) auf Grund theoretischer Erwägungen zu der Anschauung, dass nur ein Keimblatt, nämlich das Ektoderm, das Material für das knospende Tochterindividuum liefere. Er spricht sich über diesen Punkt in seinem Werke über das Keimplasma (p. 205—206) folgendermassen aus: „Die Theorie von der Continuität des Keimplasmas kann Knospung idioplasmatisch nur so erklären, dass die Zellen des Mutterthieres, von welchen die Knospung ausgeht, zusammengenommen sämmtliche Determinanten der Art als Neben-Idioplasma enthalten. Andernfalls könnte aus der Knospe niemals ein ganzes fortpflanzungsfähiges Thier werden. Wenn nun je eine Zelle des Ektoderms sämmtliche Determinanten des Entoderms enthielte, so würde daraus doch nur dann eine Knospe hervorgehen können, wenn beide zufällig genau an derselben Stelle übereinander zu liegen kämen. Da nun aber die Zellen des Entoderms eine geschlossene, nicht verschiebbare Epithellage bilden, diejenigen des Ektoderms zwar beweglicher sind, aber doch auch ihre relative Lage behalten, so schien es mir schwer vorstellbar, wieso nun doch die Knospung so fest und gesetzmässig an bestimmten Stellen des Polypenstocks erfolgen könne, wie es doch thatsächlich in so vielen Fällen geschieht. Die Annahme, dass alle Zellen des Ektoderms und Entoderms mit dem erforderlichen Neben-Idioplasma in gleicher Weise ausgerüstet seien, war durch die eben erwähnte Gesetzmässigkeit der Knospung ausgeschlossen. So kam ich auf den Gedanken, es möchte wohl das „Knospungs-Keimplasma“ nicht auf beide Blätter vertheilt, sondern in einem allein enthalten sein, und da wir wissen, dass bei den Hydroiden die Bildung der Keimzellen stets von Ektodermzellen ausgeht, so durfte erwartet werden, dass auch das Knospungs-Idioplasma in Zellen des Ektoderms enthalten sein werde.“

Was nun die hier wiedergegebenen Anschauungen von Weismann anbelangt, so sind sie wesentlich durch die bei vielen Cölenteraten gesetzmässig erfolgende Knospung hervorgerufen worden. Die Knospungsgesetze liegen in der Mehrzahl der Fälle so klar und einfach zu Tage, dass man schon frühzeitig dieselben erkannte und auf die Analogie zwischen dem Aufbau der Polypenstöcke und der phanerogamen Pflanzen durch eine entsprechende Terminologie hinwies. In anderen Fällen — so bei den von mir geschilderten Knospungsgesetzen mancher Siphonophoren und der craspedoten Medusen — sind sie gelegentlich so verwickelt, dass es eines eingehenden Studiums der ungeschlechtlichen Vermehrung bedarf, um das Gesetz herauszufinden. Ich muss nun gestehen, dass die gesetzmässige Anordnung der Knospen durch die Annahme Weismanns dem Verständniss nicht näher gebracht wird. Mögen dieselben aus zwei Keimblättern oder aus einem oder gar nur aus einer einzigen Zelle, welche eine Art von Spore darstellen würde, ihre Entstehung nehmen, so scheint mir doch die Art der Entstehung für eine gesetzmässige Gruppirung belanglos zu sein. Wer etwa das Knospungsgesetz der Margeliden damit erklärt zu haben glaubt, dass er ein gesetzmässiges und successives Vorwandern der ektodermalen Sporen annimmt, der pfropft auf eine Hypothese (nämlich auf die Annahme, dass nur eine Ektodermzelle den Ausgangspunkt für das Tochterindividuum abgibt) eine zweite. Damit gelangen wir nur zu einer hypothetischen Umschreibung, nicht aber zu einer Erklärung des Vorganges. Erklärt haben wir das Knospungsgesetz doch nur erst dann, wenn wir es auf die Wirkung bekannter Faktoren, das heisst auf mechanisch-physikalische und chemische Kräfte zurückführten. Die Annahme, dass ektodermale Sporen gesetzmässig am Manubrium gruppirt sind, welche allein das Knospungs-Idioplasma enthalten, hat einen präformatistischen Beigeschmack und verschiebt die Fragestellung

nach dem Grund der Gesetzmässigkeit aus dem gröber sinnlich Wahrnehmbaren in das Gebiet des nur mikroskopisch Sichtbaren resp. sinnlich überhaupt nicht Wahrnehmbaren.

Zudem scheint das Experiment der Annahme, dass ein Knospungs-Idioplasma gleichmässig allen jenen Zellen zukommt, welche einen indifferenten oder, wenn man so will, einen embryonalen Charakter aufweisen, günstiger zu sein als der Weismann'schen Supposition. Bei manchen Phanerogamen bilden sich Adventivknospen an allen jenen Stellen, welche von einem äusseren Reize — sei es durch einen Insektenstich, sei es durch andere künstliche Eingriffe — betroffen wurden: vorausgesetzt, dass das indifferente Meristemgewebe verletzt wurde.

Ich erinnere weiterhin noch an die interessanten Experimente von Loeb (1891) über die „Heteromorphose", welche bei *Antennularia* ein so weit gehendes Regenerationsvermögen des Stammes mit seinen Seitenästen und der Hydrorhiza an jeder abgeschnittenen Stelle lehren, dass gerade bei diesen gesetzmässig knospenden Hydroiden die Annahme eines gesetzmässig vertheilten Knospungs-Idioplasmas ausgeschlossen erscheint. Zudem zeigen seine Versuche, dass nicht nur die Neubildung der Aeste und der Hydrorhiza, sondern auch die Umbildung vorhandener Seitenäste zu Hydrorhizen lediglich durch die Schwerkraft bedingt werden. Es ist mir kaum ersichtlich, wie wir diese Ergebnisse mit Theorien in Einklang zu bringen vermögen, welchen ein präformatistisches Element innewohnt.

Endlich sei auch noch darauf hingewiesen, dass die neueren Experimente von Davenport (1894) über die Regeneration der *Obelia* eher auf eine gleichmässige Vertheilung des Knospungsplasma, denn auf eine lokal beschränkte Anordnung hindeuten.

Entschieden sind für die Gruppirung der Knospen statische Momente von Belang. Das Manubrium der knospenden Medusen bildet einen bald längeren, bald kürzeren Cylinder, in dessen Umkreis die durch die Knospen repräsentirte Last derart gleichmässig vertheilt wird, dass die Hauptachse des mütterlichen Körpers in der Ruhelage senkrecht steht. Dies kann entweder bei langgezogenen Manubrien durch eine spirale Anordnung der Knospen (Sarsiaden) oder bei verkürzten durch eine vierzeilig opponirte (Margeliden) erreicht werden. Die gleichmässige Vertheilung der Last an den Manubrien ermöglicht der radiären Schwimmglocke eine geradlinige Fortbewegung in der Richtung der Hauptachse, während die einseitige Belastung eine Bewegung in fortlaufender Spirale zur Folge hat. Ich möchte vermuthen, dass ein mit den Gesetzen der Statik und Mechanik vertrauter Beobachter im Stande wäre, eine Anzahl von Gesichtspunkten aufzustellen, welche auch die gesetzmässige Stellung der Einzelknospen unserem Verständnisse näher führen.

In dieser Hinsicht gestatte ich mir, auf einen Punkt hinzuweisen, welcher die gesetzmässige Grössenabnahme der Knospen in distaler Richtung aus mechanischen Principien erklären dürfte. Das Manubrium der knospenden Medusen repräsentirt nicht nur einen Cylinder- resp. Kegelmantel, in dessen Umkreis die Last gleichmässig vertheilt ist, sondern es gibt auch gewissermassen einen Hebelarm ab, dessen Ansatzpunkt durch die Kuppe der Subumbrella bestimmt ist. Nach bekannten Gesetzen wird eine Last um so leichter getragen, je näher sie der Insertion des Hebelarmes gelegen ist. Da nun die ältesten und schwersten Knospen proximal, die jüngsten und leichtesten distal gelegen sind, so wird den Erfordernissen der Mechanik auf einfache Weise Rechnung getragen. Man könnte allerdings einwenden, dass die Knospen successive heranwachsen und sich ablösen, so dass schliesslich das distale Ende des Hebelarmes allein belastet wird. Sicherlich trifft dies auch zu, allein wir müssen bedenken, dass inzwischen auch die Glocke der Mutter-

meduse sich ansehnlich vergrössert hat und zu weit ausgiebigeren Leistungen befähigt wird, als diejenige der Tochtermedusen, welche sich eben erst von der Mutter loslösten. Dazu kommt noch, dass bei den Sarsiaden die Reserveknospen gleichzeitig heranwuchsen und durch distale Grössenabnahme wieder das alte Verhältniss herstellten. Wenn dies bei den Margeliden nicht der Fall ist, so mag wesentlich die Kürze des Hebelarmes in Rechnung zu ziehen sein.

Wenn ich nun auch nicht behaupten will, dass statische Momente allein den Grund für die gesetzmässige Anordnung der Knospen abgeben, insofern auch günstige Ernährungsverhältnisse von Belang sein dürften, so glaube ich doch, dass wir einem Verständniss auf dem hier bezeichneten Wege näher kommen, als durch hypothetische Construktionen, welche schliesslich nur auf eine Umschreibung des Sachverhaltes hinauslaufen.

Ein zweites Moment, welches in den Darlegungen Weismanns eine besondere Rolle spielt, nämlich die Beziehungen zwischen dem Entstehungsherde der Knospen und der Lagerung der Geschlechtsprodukte, scheint mir gleichfalls für eine Erklärung der Knospungsvorgänge ohne Belang zu sein. Wenn thatsächlich in manchen Fällen der Nachweis gelingen sollte, dass nur ein einziges Keimblatt — etwa das Ektoderm — den Ausgangspunkt für die Knospenbildung abgibt, so halte ich doch den Umstand, dass auch die Urkeimzellen in demselben Blatte lagern, für ein topographisches Zusammentreffen, dem eine tiefere Bedeutung nicht zukommt. Die Annahme Weismanns, dass bei den Hydroiden die Bildung der Keimzellen stets von Ektodermzellen ausgeht, ist eine reine Hypothese, welche auf Grund der merkwürdigen Keimzellenwanderungen construirt wurde. Thatsächlich entstehen bei den gesammten Siphonophoren die Keimzellen im Entoderm, während sie bei den Hydroiden hier einen ektodermalen, dort einen entodermalen (bei den verschiedenen Geschlechtern derselben Art gelegentlich sogar einen verschiedenen) Ursprung erkennen lassen. Nun werde ich allerdings versuchen, den Nachweis zu führen, dass bei *Rathkea* die Knospen einen ektodermalen Ursprung besitzen und aus demselben Keimblatte entstehen, welches die Genitalprodukte liefert. Aber auch in diesem Falle besteht eine engere topographische Beziehung nicht, insofern die Knospen ausnahmslos interradial, die Keimdrüsen hingegen radial liegen. Sekundär können die letzteren allerdings sich nach den Interradien hin ausbreiten, allein für die hier vorliegenden topographischen Beziehungen sind die ersten Anlagen ausschlaggebend.

Auf die hypothetische Annahme eines ektodermalen Ursprungs der Keimzellen bei Hydromedusen werden nun zwei weitere Hypothesen aufgebaut, nämlich die Annahme, dass die Knospen aus dem Ektoderm entstehen und die weiter gehende Supposition, dass nur eine einzige Zelle die spätere Knospe liefert. Weismann (1892, p. 208) spricht sich in dieser Hinsicht folgendermassen aus: „Jede Knospe wird ursprünglich nur von einer Zelle ausgehen, wenn sich dies auch bisher nicht direkt nachweisen liess, und bei der ersten oder doch bei den ersten Theilungen der die Knospung hervorrufenden Zelle wird sich die Determinanten-Gruppe des Ektoderms von der des Entoderms trennen, und die Träger des letzteren werden durch die sich auflösende Stützlamelle in das alte Entoderm einwandern."

Sollte nun thatsächlich der Nachweis gelingen, dass eine einzige Ektodermzelle, welche durch ihre Eigenschaften (Grösse, Struktur des Plasmas und des Kernes) sich deutlich von den umgebenden Zellen abhebt, den Ausgangspunkt für ein neues Individuum abgibt, so müsste ich bestreiten, dass hier eine Knospung vorliegt. Ich würde dann geneigt sein, den Vorgang als „Sporogenesis" zu bezeichnen, wie sie nach Metschnikoff's Angaben den Aeginiden zukommt.

Der Unterschied zwischen den Entwicklungsvorgängen bei Cuninen und dem von Weismann statuirten Modus einer „Knospung" würde sich im Wesentlichen darauf zurückführen lassen, dass bei den ersteren die Spore frühzeitig aus dem Verbande mit den übrigen Zellen herausrückt, während sie in dem letzteren Falle einen Embryo ausbildet, der, zwischen den Ektodermzellen steckend, sekundär Beziehungen zu der Leibeshöhle des Mutterthieres eingeht.

Die hier skizzirten Anschauungen Weismanns schienen eine Bestätigung durch seinen Schüler Albert Lang (1892) insofern zu erhalten, als thatsächlich die Anlage der Knospen bei *Hydra*, *Eudendrium* und *Plumularia* auf eine Ektodermwucherung zurückgeführt wurde, welche, die Stützlamelle durchbrechend und das mütterliche Entoderm zurückdrängend, ein neues Knospenentoderm lieferte. Nicht nur für die Anlage der Knospen, sondern auch für das Scheitelwachsthum des Stammes und der Seitenäste wurde eine derartige Delamination durch Lang beschrieben, welche stets den Untergang des mütterlichen Entoderms an den betreffenden Stellen zur Folge hat. Allerdings war Lang nicht im Stande, die erwähnte Ektodermwucherung auf das Theilungsprodukt einer einzigen Zelle zurückzuführen.

Die Angaben von Lang erfuhren eine scharfe und nach meinem Dafürhalten berechtigte Zurückweisung durch die Beobachtungen von Braem (1894). Braem betont zunächst, dass Lang's Abbildungen durchaus nicht beweiskräftig sind, insofern entweder von einer Einwanderung des Ektoderms nichts zu erkennen ist, oder schräg geführte Schnitte vorliegen, an denen allerdings die scharfen Grenzen zwischen Ektoderm und Entoderm geschwunden sind. Er weist ferner durch Untersuchung von *Hydra*, *Eudendrium*, *Plumularia* und *Sertularella* nach, dass nirgends eine Abspaltung des Ektoderms behufs Bildung des Knospenentoderms zu finden ist, und dass stets die scharfe Grenze zwischen beiden Schichten deutlich hervortritt. Weiterhin zeigt er, dass auch in dem Entoderm Zellen von embryonalem Charakter — und zwar gerade an jenen Stellen, wo Knospen entstehen — wahrnehmbar sind, welche gleichzeitig mit funktionirenden Entodermzellen des Mutterthieres in das Knospenentoderm übergehen.

Da ich selbst Gelegenheit hatte, die Präparate dieses gewissenhaften Beobachters zu durchmustern und mich von der Treue seiner Darstellung zu überzeugen, so nahm ich keinen Anstand, in meiner Bearbeitung der Cölenteraten (1894) den Ausführungen von Braem zuzustimmen. Ich hebe hervor, dass wir späterhin an wohl conservirten Exemplaren von *Pennaria Cavolinii* die erste Anlage der Gonophoren eingehender studirten und auch an diesen die zweischichtige Bildung der Knospe, die scharfe Trennung der Keimblätter und das Auftreten zahlreicher Embryonalzellen im Knospenentoderm nachzuweisen vermochten[1]).

Wenn ich nun im Gegensatz zu den hier geschilderten Befunden durch das Studium der Knospung von *Rathkea* zu Ergebnissen geführt wurde, welche in der Hauptsache die Anschauungen von Weismann bestätigen, so muss ich gestehen, dass die rein ektodermale Knospenanlage bei der genannten Margelide mich in hohem Maasse befremdete. Wir leben der Anschauung, dass fundamentale Differenzen bei dem Aufbau der Knospen aus den Schichten des mütterlichen Or-

[1]) Nach Niederschrift dieses Aufsatzes erschien eine Publikation von Seeliger: „Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten" (1894). In derselben wird für *Eudendrium racemosum* und *Obelia gelatinosa* der Nachweis geführt, dass die Knospen aus beiden Keimblättern des Mutterthieres ihre Entstehung nehmen. Mit ähnlichen Gründen wie Braem sucht Seeliger die Angaben von Lang als unhaltbar nachzuweisen. Ich habe ebensowenig wie bei Braems Befunden Veranlassung, die Richtigkeit der Darlegungen eines so erfahrenen Beobachters zu bezweifeln.

ganismus nicht vorkommen und sind geneigt, die durch gewissenhafte Beobachtung gewonnenen allgemeinen Ergebnisse auf die verwandten Organismen zu übertragen. Hier liegt nun ein Ausnahmefall vor, den ich längere Zeit hindurch nicht zu publiciren wagte, weil er durch kein Analogon gestützt wird. Da ich indessen an zahlreichen Schnittserien durch die Manubrien von Mutter- und Tochterindividuen der *Rathkea* die Verhältnisse eingehend verfolgen konnte und stets zu denselben Ergebnissen hingeführt wurde, so veröffentliche ich dieselben mit dem Bemerken, dass ich alle Betrachtungen vermeide, welche einen Einzelfall zum Ausgangspunkt weit gehender theoretischer Speculationen machen. Ich will mich damit bescheiden, zu Studien auf dem erwähnten Gebiete anzuregen — gleichgiltig, ob sie das hier zu Schildernde bestätigen oder widerlegen. Erwähnen will ich nur noch, dass auch Dr. Braem späterhin auf meine Veranlassung zahlreiche feine Schnittserien von demselben Objekte anfertigte und mir bestätigte, dass es ihm nicht möglich sei, an dem vorliegenden Objekte eine Betheiligung des mütterlichen Entoderms an dem Aufbau der Knospen nachzuweisen.

b. *Die erste Anlage der Knospen.*

Da die Knospen der *Rathkea* in strenger Gesetzmässigkeit angelegt werden, so wüsste ich unter den Cölenteraten nur wenige Objekte zu nennen, bei denen gleich sicher der Ort bestimmt werden kann, an dem späterhin eine Knospe sich vorwölben wird. Untersucht man nun auf genau interradial geführten Längsschnitten durch das Manubrium die unterhalb der jüngsten Knospen gelegene Region, so stösst man auf eine ziemlich lang gezogene Ektodermverdickung (Taf. II Fig. 6 ek), welche die Anlage des oder vielmehr der jüngsten Knospenkreise abgibt. Dass sie das Material für mehrere Knospen enthält, schliesse ich aus häufig vorkommenden Bildern, wo man den proximalen Abschnitt der Ektodermwucherung bereits zu einer jungen Knospe entwickelt findet, während der distale, noch innig mit der letzteren zusammenhängend, nur als Ektodermverdickung ausgebildet ist. Es macht den Eindruck, als ob die jüngsten Knospen distalwärts ein ektodermales Bildungsmaterial vor sich herschöben (Fig. 5, 8, 9).

Die Ektodermwucherung setzt sich aus kleinen, durchschnittlich 0,006 mm messenden Zellen von embryonalem Charakter zusammen, welche sich polyedrisch gegenseitig abplatten und durch kugelige Kerne von 0,004 mm Grösse mit je einem stark lichtbrechenden Kernkörperchen charakterisirt sind. Die Kerne füllen den grössten Theil der Zellen aus und färben sich mit Ausnahme des Kernkörperchens nur sehr schwach. Scharf hebt sich ausnahmslos die Grenze zwischen der Ektodermwucherung und dem Entoderm ab. Nach den Abbildungen von Böhm zu schliessen, ist am lebenden Thier auf diesen Stadien die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm als dünne Stützlamelle (deren Vorhandensein im Texte freilich in Abrede gestellt wird) ausgebildet (1878, Taf. V, Fig. 1). Es geht dies Verhalten auch aus seiner Fig. 3 auf Taf. VI hervor, wo ebenfalls eine deutliche Stützlamelle zwischen den beiden Blättern gezeichnet wird. Böhm deutet allerdings auf der hier erwähnten Figur die unterhalb der Knospen wahrnehmbare Ektodermverdickung als eine junge Hodenanlage und spricht sich über diesen Punkt folgendermassen aus (p. 188): „Die Geschlechtsorgane, von denen ich nur männliche sah, als 4 längliche Wülste interradial an den Magenseiten zwischen den 4 hervorragenden Kanten gelegen und sich von der Ansatzstelle des Magens bis zur Mundgegend herabziehend.“ Abgesehen davon, dass ich bei den zahlreichen untersuchten proliferirenden Exemplaren niemals Geschlechtsprodukte nachzuweisen vermochte, geht aus der erwähnten Angabe und aus der Zeichnung unzweideutig her-

vor, dass es sich nicht um Hodenpusteln, sondern um junge Knospenanlagen handelt, weil die Geschlechtsorgane der Margeliden radial, niemals aber bei ihrem Erscheinen interradial gelagert sind.

Das Entoderm (en) des Manubriums besteht aus einem Cylinderepithel, welches allerdings bei starker Dehnung des Magens, wie sie durch die in toto verschlungenen Copepoden bedingt wird, sich bedeutend abzuflachen vermag. In demselben sind dreierlei Kategorieen von Zellen nachweisbar. Den Hauptbestandtheil bilden cylindrische Saftzellen, welche eine reichliche Einlagerung von braunen Pigmentkörnchen (pg) aufweisen. In den Interradien sind sie stark verlängert und ordnen sich zu vier Wülsten an, welche das Lumen des Magens einengen und den charakteristischen kreuzförmigen Querschnitt desselben bedingen (Fig. 11 taen.). Ihre runden, durch ein glänzendes Kernkörperchen ausgezeichneten Kerne sind nur wenig grösser als die Ektodermkerne; vereinzelt trifft man in den grössten Zellen Kerne, welche bis zu 0,006 mm messen. Die Keime liegen meist in der dem Magenlumen zugekehrten Zellhälfte. Der Zellinhalt ist stark vakuolisirt und durch Einlagerung von lichtbrechenden oder braun pigmentirten Körnern ausgezeichnet. Die letzteren (pg) treten bald als grosse braune Schollen von unregelmässigen Contouren, bald als kleine Pigmentkörnchen auf und liegen durchweg in der distalen Zellhälfte. Mit ihnen vermischt, aber auch in der proximalen Zellhälfte ausgebildet, finden sich zahlreiche, lichtbrechende Körner und Schollen, welche ebenso wie die Pigmentkörner inmitten einer hellen Vakuole schweben. Es ist oft nicht leicht, wegen der intensiven Vakuolisirung und Körncheneinlagerung, die Zellgrenzen auf Schnitten deutlich wahrzunehmen; fehlt streckenweise die Körncheneinlagerung, so treten die Grenzen scharf hervor. Auf den Figuren 6—9 habe ich mich bemüht, möglichst getreu den Charakter der entodermalen Saftzellen wiederzugeben, wie er auf feinen Schnitten hervortritt.

In die zweite Kategorie entodermaler Zellen gehören Drüsenzellen (gl), welche vereinzelt zwischen den pigmentirten Saftzellen stecken. Ihr Zellinhalt ist homogen und färbt sich ziemlich intensiv. Meist liegen sie peripher und erreichen mit ihrem zugespitzten Ende die Stützlamelle nicht. Ihre Kerne gleichen jenen der übrigen Entodermzellen; gelegentlich waren Drüsenzellen mit zwei Kernen ausgestattet.

Ausser den funktionirenden entodermalen Saft- und Drüsenzellen trifft man endlich noch auf Zellen von indifferentem oder, wenn der Ausdruck erlaubt ist, embryonalem Charakter. Sie stecken zwischen den beiden genannten Zellgruppen, bald in der Nähe der Stützlamelle sich anhäufend, bald mitten zwischen den ersteren gelegen (Fig. 7 y). Am zahlreichsten sammeln sie sich an dem oralen Ende des Manubriums an, an Stellen also, wo das Wachsthum des Magenstieles sich am energischsten geltend macht. Die Grenzen der embryonalen Zellen sind da, wo sie in Gruppen zusammenliegen, schwer zu erkennen, und nur die relativ kleinen kugeligen Kerne geben einen Maassstab zur Beurtheilung der Anzahl neben einander liegender Zellen ab.

Ich habe gerade auf die Anordnung dieser embryonalen Entodermzellen besonders meine Aufmerksamkeit gerichtet, da ich anfänglich der Ansicht war, dass sie an jenen Stellen, wo Knospen angelegt werden, zu einem Häufchen gruppirt in die ektodermale Zellwucherung vordringen möchten. Meine Bemühungen blieben durchaus erfolglos: weder isolirte Entodermzellen von embryonalem Charakter, noch auch Gruppen derselben findet man jemals so zwischen beiden Blättern gelegen, dass an eine Einwanderung zu denken wäre. Ich müsste alle jene Gründe, welche Braem gegen eine Einwanderung von Ektodermzellen geltend machte, nämlich die scharfe

Abgrenzung beider Keimblätter und den Mangel übertretender Zellen, auch meinerseits in das Feld führen, falls behauptet würde, dass Entodermzellen von embryonalem Charakter das Knospenentoderm bilden möchten. Dazu kommt noch ein besonders sinnfälliges Verhalten des Entoderms in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle: gerade an den entscheidenden Stellen, wo das Knospenentoderm sich bildet, fehlen Embryonalzellen im mütterlichen Entoderm. Bilder, wie ich sie in Fig. 6 darstelle, mit einem funktionirenden Entoderm, dessen Kerne weder zu Spindeln umgewandelt sind, noch auch in der Nähe der Grenze des Ektoderms gelegen sind, bilden die Regel. Wenn üppig proliferirende Exemplare geschnitten werden, deren vierter Knospenkreis mit den jungen Anlagen bereits bis gegen das distale Ende des Manubriums vorgerückt ist, so kann man allerdings auch entodermale Embryonalzellen in der Nähe der Ektodermwucherung wahrnehmen. Aber auch hier fehlt jede Beziehung zu einem eventuell aus ihnen hervorgehenden Entoderm der Tochterknospe.

Was hier für die Tochterknospen ausgeführt wurde, gilt ebenso für die Enkelknospen. Obwohl an ihnen das Entoderm der Tochterknospe noch nicht seine definitive Ausbildung erlangt hat, so ist doch stets eine scharfe Grenze zwischen beiden Keimblättern nachweisbar. Glatt zieht sich die Ektodermverdickung über das Entoderm hin, ohne dass ein entodermaler Zellwulst vordringt oder intermediäre Zellen auf eine Einwanderung hindeuten (Fig. 10, Knospe I, II, III).

Wie es mir nun einerseits nicht gelungen ist, eine Betheiligung des mütterlichen Entoderms am Aufbau der Knospe nachzuweisen, so war ich auch andererseits nicht im Stande, einzellige Sporen aufzufinden, welche durch lebhafte Theilung die ektodermale Wucherung hervorgehen lassen. Ich kann nur nachdrücklich betonen, dass alle Zellen der ektodermalen Knospenanlage auf den frühesten Stadien sowohl bei Tochter- wie bei Enkelknospen durchaus einander ähneln. Man trifft keine Sporen oder parthenogenetischen Eizellen an, welche durch Grösse und abweichendes Verhalten des Inhaltes sich von den übrigen Ektodermzellen abheben. Da der Ort, wo sie gelegen sein müssten, wegen der gesetzmässigen Knospung sich genau vorausbestimmen lässt, so darf gerade unser Objekt als ein besonders instruktives bezeichnet werden. Wenn nicht einmal bei diesem der Nachweis einer Knospenbildung aus ektodermalen Sporen gelingt, so kann ich wohl meiner Ueberzeugung Ausdruck geben, dass sie eine hypothetische Construktion bleiben wird.

c. *Bildung des Knospenentoderms.*

Im ektodermalen Zellhaufen sondert sich ein central gelegenes Häufchen von Zellen dadurch von den äusserlich es umschliessenden, dass die Zellen sich strecken und cylindrische Gestalt annehmen. Das früheste von mir beobachtete Stadium der Sonderung habe ich von einer Tochterknospe auf Fig. 7 dargestellt. Hier liegt jene centrale Zellgruppe, aus welcher das Knospenentoderm hervorgeht (en'), dem mütterlichen Entoderm dicht an, aber durch eine scharfe Contour von letzterem abgesetzt. Die peripheren Zellen des centralen Häufchens sind theilweise bogenförmig gestaltet und markiren ziemlich deutlich die Grenze gegen die späteren Knospenektodermzellen. Ein etwas weiter entwickeltes Stadium stellt Fig. 8 dar. Die centralen Zellen (en') liegen scharf abgegrenzt dem Entoderm des Mutterthieres an und umschliessen bereits auf diesen frühen Stadien einen kleinen spaltförmigen Hohlraum als erste Anlage der Knospenleibeshöhle. Sie kommt also dadurch zu Stande, dass die cylindrischen Knospenentodermzellen auseinander weichen und sich zu einem geschlossenen Entodermsäckchen gruppiren. Dieses liegt anfänglich

dem mütterlichen Entoderm noch an (Fig. 10, I; Fig. 11, IV), rückt aber späterhin meist dadurch von ihm ab, dass kleine Ektodermzellen sich zwischen das Säckchen und die Grenzmembran eindrängen (Fig. 9).

Die junge Knospe hat sich inzwischen beträchtlich gestreckt und ragt als ein Hohlzapfen vor, dessen äussere Schicht das Ektoderm, dessen inneres Cylinderepithel das Entoderm repräsentirt. Man constatirt gleichzeitig, dass nicht sämmtliche Ektodermzellen in die Bildung der Knospe übergehen, sondern dass ein distal abrückendes Zellhäufchen die Anlage für die Knospe des späteren Kreises abgibt (Fig. 9, Knospe 13).

Die hier gegebene Darstellung von der Bildung des Knospenentoderms, wie sie auf gewissenhafter Prüfung zahlreicher Tochter- und Enkelknospen basirt ist, mag den mit der Cölenteratenknospung Vertrauten davon überzeugen, dass ein Modus der Knospung vorliegt, welcher, auch abgesehen von der ektodermalen Knospenbildung, bis jetzt ohne Analogon dasteht. Weder legt sich das Knospenentoderm, wie Böhm von unserem Objekte angibt (1878, p. 129), aus einem vordringenden Zapfen mütterlicher Entodermzellen an, noch auch verdrängt, wie Lang es bei Hydroidenknospen gesehen haben will, der ektodermale Zellhaufen das unterliegende mütterliche Ektoderm. Wie Parasiten sitzen die Tochterknospen dem mütterlichen Entoderm auf, ohne dass ihre Leibeshöhle mit dem Gastralraum des Mutterthieres communicirt und ohne dass irgendwie das mütterliche Entoderm in Mitleidenschaft gezogen wird. Diese absolute Trennung zwischen den Gastrovaskularräumen des Mutterthieres und seiner jugendlichen Knospen ist gerade ein hervorstechender Charakterzug der proliferirenden Exemplare von *Rathkea*. Kein Beobachter — auch Lang nicht — hat bisher eine derartige selbständige Anlage des Hohlraumsystems der Knospe beobachtet oder auch nur theoretisch angenommen.

d. *Weiterentwicklung der Knospen vermittelst eines Glockenkerns.*

Während die frühesten Knospenstadien mit ihrem geschlossenen Entodermsäckchen auffällig von dem bisher für Cölenteraten bekannt gewordenen Verhalten abweichen, so verlaufen die weiteren Entwicklungsvorgänge durchaus nach dem bekannten Modus der Medusenentwicklung vermittelst eines Glockenkernes. Ich fasse mich daher kürzer und ergänze die von Böhm am lebenden Objekt gewonnenen Ergebnisse durch eine Schilderung der an Schnitten wahrnehmbaren Verhältnisse.

Am distalen (freien) Pole der Knospe tritt jene charakteristische Entodermverdickung auf, welche Claus (1878) als „Knospenkern“, Weismann (1883) als „Glockenkern“ oder „Entocodon“ bezeichnete (Fig. 12, I camp). Er drängt gegen das Entodermsäckchen vor und stülpt dessen distale Wandung gegen die proximale ein (Fig. 11, III camp). Das Entodermsäckchen nimmt die Form eines Bechers an, während gleichzeitig im Glockenkern durch Auseinanderweichen der Zellen ein kreuzförmiger Hohlraum als erste Andeutung der Subumbrellarhöhlung auftritt (Fig. 13, Knospe II). Auf Querschnitten durch junge Knospen (Fig. 14) constatirt man, dass der Glockenkern quadratische Form annimmt und dass sein Lumen X-förmige Gestalt besitzt. Die vier interradialen Kanten des Glockenkernes üben einen so starken Druck auf den Entodermbecher (en) aus, dass er in den Interradien fast durchbrochen und zu vier Radialblättern umgewandelt wird. In jedem der zweischichtigen Radialblätter erhält sich als Rest der Leibeshöhle ein breiter Spalt, welcher das Lumen des betreffenden Radiärgefässes (c) abgibt.

Die charakteristische Umwandlung des entodermalen Bechers in vier Radialblätter hat

zuerst Clark in den Contributions von L. Agassiz (1862, p. 190—197) richtig von *Sarsia mirabilis* dargestellt: auch Böhm schildert zutreffend die Form der Radialblätter (1878, p. 130).

Als stempelförmige Ausbuchtung des centralen Leibeshöhlenabschnittes erhebt sich relativ spät das Manubrium, indem die distale Entodermlamelle gegen den Glockenkern sich ausstülpt. (Fig. 11, I und II ma.) Der subumbrale Hohlraum des Glockenkernes nimmt nun seinerseits becherförmige Gestalt an, indem gleichzeitig die dem entodermalen Spadix anliegende Schichte des Glockenkernes das Ektoderm des Manubriums bildet, während die an die vier Radialblätter angrenzende Lamelle sich zum subumbralen Ektoderm umwandelt (Fig. 10, 12, 13 su). Die Kuppe der Knospe zwischen den zusammenneigenden Radialblättern wird von den beiden Ektodermlamellen des Knospenkernes geschlossen. Wie Weismann (1883, p. 114) klar gezeigt hat, so liefern diese beiden fest miteinander verlöthenden Ektodermlagen das Velum (Fig. 5, Knospe 5 ve, Fig. 11, I ve). Die Knospen sind auf den hier geschilderten Stadien ziemlich breit, insofern der durch die Hauptachse repräsentirte Längsdurchmesser kürzer ist als der Breitendurchmesser. Auf Querschnitten constatirt man weiterhin, dass schon frühzeitig das Lumen des Manubriums eine X-förmige Gestalt annimmt, welche dadurch bedingt wird, dass in den Interradien die Entodermzellen sich zu den vier Wülsten anordnen. Auch beginnt die scharfe Sonderung der vier Gefässlamellen oder Radialblätter zu verstreichen (Fig. 10), um schliesslich vollständig zu schwinden und jenem bekannten Verhalten Platz zu machen, wo eine einschichtige entodermale „Gefässlamelle“ ohne Unterbrechung die vier schmalen Radialgefässe verbindet (Fig. 11, 12, 13 enl).

Wie schon oben hervorgehoben wurde, so rückt das Entodermsäckchen der Knospe von dem mütterlichen Entoderm ab, indem sich Ektodermzellen dazwischen schieben. Es scheint dies nicht immer der Fall zu sein, denn gelegentlich stiess ich auf Knospen, wo das Säckchen sowohl, wie auch der durch Druck des Glockenkernes aus ihm entstehende Entodermbecher die ursprünglichen Lagebeziehungen beibehielten (Fig. 11, III und IV) und an das Entoderm des Mutterthieres angrenzten. Jedenfalls erfolgt auch in jenen Fällen, wo das Knospenentoderm inmitten der Ektodermzellen zu liegen kam (Fig. 9, Fig. 13, Knospe II) sekundär wieder eine Anlagerung an das Entoderm des Mutterthieres. Sobald nun die Bildung des Spadix erfolgt, wird eine Communication zwischen den Leibeshöhlen des Mutterthieres und der Knospe durch einen feinen und späterhin sich erweiternden Spalt eingeleitet. Die mütterlichen Entodermzellen weichen auseinander (Fig. 5, Knospe 5) und es erfolgt ein Durchbruch in die Magenhöhle der Knospe. Noch auf ziemlich weit vorgeschrittenen Stadien, wie sie in Fig. 12 dargestellt sind, lässt sich scharf die Grenze zwischen den beiderseitigen Entodermzellen nachweisen (en' und en). Erst späterhin wird sie dadurch verwischt, dass allmählich das Knospenentoderm durch Vakuolisirung und Pigmentablagerung den Charakter der mütterlichen Entodermzellen annimmt (Fig. 5, Knospe 1 und 2).

In ähnlicher Weise setzt sich nun auch in den vier Radien die Gastralhöhle des Mutterthieres mit den vier Radialgefässen der Knospe in Beziehung (Fig. 16), während in den Interradien die Entodermlamelle scharf abgegrenzt auf das mütterliche Entoderm stösst (Fig. 12 u. 13 enl).

Nach den Angaben von Böhm ist am lebenden Objekte die Verbindung zwischen den beiden Gastralräumen sogar schon auf Stadien zu beobachten, wo der Knospenkern vordringt (1878, p. 129). Auf feinen Schnitten habe ich einen so frühzeitigen Durchbruch niemals nachweisen können.

Jedenfalls lässt sich mit Leichtigkeit erweisen, dass ein Untergang des mütterlichen

Entoderms in der Nähe der Knospe niemals erfolgt. Dass die gegentheiligen Angaben von Lang auf irrthümlichen Deutungen beruhen, hat Braem nachgewiesen, und die Befunde bei *Rathkea* machen es in hohem Grade wahrscheinlich, dass Degenerationserscheinungen des mütterlichen Entoderms bei der ektodermalen Knospung keine Rolle spielen. Während anfänglich die Tochterknospen wie Parasiten dem Entoderm des Mutterthieres aufsitzen, ohne irgendwie seine Funktion und morphologische Gestaltung zu beeinflussen, so erfolgt später glatt eine Verlöthung zwischen den entsprechenden Lamellen. Längere Zeit hindurch ist die Grenze zwischen dem mütterlichen Entoderm und jenem der Knospen durch das stärkere Tinktionsvermögen und den embryonalen Charakter des letzteren kenntlich. Sobald indessen das Knospenentoderm seiner definitiven Gestaltung entgegengeht und der Unterschied mit dem mütterlichen schwindet, möchte man es schwerlich vermuthen, dass ursprünglich beide Lamellen vollständig getrennt waren und einen durchaus verschiedenen Charakter aufwiesen.

Die späteren Entwicklungsvorgänge, durch welche die junge Knospe in die definitive Medusenform übergeführt wird, betreffen wesentlich die Region des Schirmrandes. Zunächst neigen die vier entodermalen Radialblätter gegen den oralen Pol etwas zusammen, indem gleichzeitig durch ringförmige Vereinigung der radialen Gefässspalten der Ringkanal (Fig. 5, Knospe 5 und 6 c. c) seine Entstehung nimmt. In den vier Radien und kurz darauf auch in den vier Interradien weitet sich der letztere zu den Anlagen der Tentakelbulben aus und entsendet er kurze Entodermzapfen, welche das überliegende Ektoderm zu den Tentakelanlagen (Fig. 5, Knospe 5 t) vorwölben. Böhm hat zutreffend die Form der acht Primärtentakel (vier grösserer radialer und vier kleinerer interradialer) auf seiner Fig. 13, Taf. V abgebildet, wie sie auf Querschnitten durch jüngere Knospen leicht zu beobachten sind. Da die vier radialen Tentakelanlagen kurz vor den interradialen auftreten, so durchlaufen also die Knospen der *Rathkea* zunächst ein *Cytaeis*-Stadium, um dann rasch in das *Dysmorphosa*-Stadium übergeführt zu werden. Die Tentakel wachsen schnell in die Länge, indem sie gleichzeitig sich bogenförmig gegen das Velum krümmen (Fig. 12 t). Ihre Entodermzellen ordnen sich in eine Reihe zu der bekannten starren Entodermachse an. Die acht an der Basis der Tentakel gelegenen Aussackungen des Ringkanales, welche wir als Tentakelbulben (Fig. 5, Knospe 1 b. t.) bezeichneten, sind von verschiedener Weite, insofern die radialen an Umfang die interradialen übertreffen. Ihre Epithelzellen strecken sich cylindrisch, und zwar ist die dem Subumbralraum zugekehrte proximale Hälfte höher als die distale. Frühzeitig scheiden sie in kleinen hellen Vakuolen braune Pigmentkörnchen aus, welche in der dem Lumen zugekehrten Zellpartie gelegen sind (Fig. 15). Später gleichen sie durch Vakuolisirung und beträchtliches Längenwachsthum dem Magenentoderm. Die auffällige Breite, welche die Tentakelbulben an den jungen Knospen erkennen lassen, wird übrigens auch dadurch bedingt, dass die Ektodermzellen im Umkreise der entodermalen Aussackungen sich zu einem dicken Polster ansammeln, in dem späterhin Nesselkapseln ihre Entstehung nehmen. Die Kerne des Ektodermpolsters verlieren frühzeitig ihre glänzenden Kernkörperchen und erscheinen granulirt (Fig. 15 ek).

Die subumbrale Glockenhöhle, anfänglich auf einen becherförmigen Spaltraum reducirt, erweitert sich allmählich beträchtlich, indem gleichzeitig die subumbralen Ektodermzellen an ihrer Basis Ringmuskelfasern ausscheiden (Fig. 5, Knospe 1, Fig. 13 mu). Durch die Erweiterung der

Glockenhöhle und durch den Druck des vordrängenden Manubriums wird das Velum (ve) stark gedehnt. Sein Centrum wird zu einer dünnen Lamelle reducirt, welche schliesslich einreisst (Fig. 12 ve). Das Velum mit den beiden durch eine dünne Stützlamelle getrennten Lagen schnurrt zusammen (im Querschnitt ist es einem Fragezeichen ähnlich gekrümmt) und die Tentakeln dringen in den Glockenraum ein (Fig. 5, Knospe 1 ve). Da nun auch an den radialen Tentakelbulben neben dem Haupttentakel je zwei kleinere Tentakel ihre Entstehung nehmen, so wird der Glockenmund von einem dichten Knäuel zusammenneigender Fangfäden verstopft.

Erst kurz vor der Loslösung wird die Umbrellargallerte ausgeschieden (Fig. 11 u). Gleichzeitig lockert sich der Verband zwischen der subumbralen Muskellamelle und der unterliegenden Entodermlamelle. Die erstere verlöthet längs der vier Radiärgefässe und in vier interradialen Verwachsungsstreifen fester mit den unterliegenden Schichten, so dass durch sekundäres Abheben der Muskelschichte jene acht Subumbralsäcke (Fig. 11 sin) ihre Entstehung nehmen, welche nicht nur für die Margeliden, sondern auch für die Sarsiaden charakteristisch sind. Da sie vollständig geschlossene Hohlräume darstellen, so lassen sie sich an den ausgebildeten Medusen deutlich anschaulich machen, wenn man die Exemplare mit Pikrocarmin färbt und in Wasser die überschüssige Farbe auszieht. Längere Zeit wird dann das Carmin in den wie injicirt erscheinenden Säcken zurückgehalten. Bekanntlich betrachtete F. E. Schulze diese acht spaltförmigen Räume als eine Cölomanlage (1873, p. 31) — eine Deutung, welche wohl schwerlich heute noch dürfte aufrecht erhalten werden können. Den Durchbruch der Mundöffnung und die Umbildung des Mundrandes, das ruckweise erfolgende Entrollen der Tentakelbüschel und die Lostrennung der Tochterknospe — das Alles sind Verhältnisse, welche Böhm bereits anschaulich geschildert hat.

Ich möchte am Schlusse dieser Darstellung nur noch erwähnen, dass die Bildung der Enkelknospen auf weit früheren Stadien anhebt, als die bisherigen Beobachter annahmen, insofern bereits zu jener Zeit, wo die Anlagen der acht Tentakel sichtbar werden, die erste Enkelknospe mit geschlossenem Entodermsäckchen nachweisbar ist (Fig. 10, I). Vor der Lostrennung haben die Tochterknospen nicht nur den ersten Kreis von vier Enkelknospen vollzählig angelegt (Fig. 11), sondern lassen sich auch die Ektodermverdickungen für den zweiten Knospenkreis wahrnehmen (Fig. 13, VI).

Die Knospung und das Knospungsgesetz der Lizzia Claparèdei Haeck.

Nachdem ich meine Untersuchung über die Knospungsvorgänge der *Rathkea octopunctata* bereits abgeschlossen hatte, wurde mir durch Herrn Dr. Hartlaub ein reichhaltiges Material von proliferirenden kleinen Medusen zugesendet, welche als *Dysmorphosa minima Haeck.* bestimmt waren. Die Gattung *Dysmorphosa* wurde 1842 von Philippi (Archiv f. Naturgeschichte, 1842, p. 37) für einen der Gattung *Podocoryne Sars* nahestehenden Hydroidpolyp gegründet. Späterhin übertrug A. Agassiz (1865, p. 163) die Bezeichnung *Dysmorphosa* auf kleine craspedote Medusen, welche den von *Podocoryne* aufgenannten Arten ähnlich sind. Haeckel schloss sich (1879, p. 76) A. Agassiz an und gibt im Einklang mit dem letztgenannten Forscher folgende Genusdiagnose von *Dysmorphosa*: „Margelide mit einfachen unverästelten Mundgriffeln und acht Tentakeln (vier perradialen, vier interradialen).“

Thatsächlich trägt denn auch ein Theil der mir übersendeten proliferirenden Medusen die Charaktere der Gattung *Dysmorphosa* zur Schau und ähnelt so sehr der von Haeckel (1879, p. 78) beschriebenen *Dysmorphosa minima*, dass ich um so weniger Anstand nehme, sie mit der genannten Art zu identificiren, als der Fundort, nämlich Helgoland, der gleiche ist. Sie waren dort von Dr. Hartlaub am 11. Juli 1894 und in den letzten Tagen des genannten Monats erbeutet worden. Unter den 135 vorliegenden Exemplaren fielen mir indessen bald zahlreiche Individuen auf (es waren meist grössere Formen), welche sich durch Verdoppelung der radialen Tentakelzahl auszeichneten (vergl. Holzschnitt 2 p. 38). Sie besassen zwölf Tentakel (acht radiale und vier interradiale) und glichen durchaus einer von Claparède (1860, p. 401—405, Taf. 32, Fig. 1) an der Westküste von Schottland entdeckten *Lizzia*, welche späterhin durch Haeckel (1879, p. 82) als *Lizzia Claparèdei* in das System eingeführt wurde. *Dysmorphosa minima* ist der Jugendzustand von *Lizzia Claparèdei*, wie sich das nicht nur aus dem Umstande ergibt, dass die Unterschiede in der Gestalt und Grösse durch zahlreiche vermittelnde Formen ausgeglichen werden, sondern auch aus der Thatsache, dass die älteren Tochtermedusen, welche an *Lizzia Claparèdei* knospen, mit acht Tentakeln ausgestattet sind und die Charaktere von *Dysmorphosa minima* tragen. Da nun die festsitzenden Tochtermedusen bereits mit Enkelknospen am Manubrium ausgestattet sind, so kann es nicht überraschen, wenn die kleineren, frei gewordenen Exemplare im Gewande der *Dysmorphosa minima* sich ungeschlechtlich vermehren. Nach den oben (p. 16) mitgetheilten Erfahrungen über die Vermehrung der Tentakel bei *Rathkea octopunctata* dürfte es nicht ausgeschlossen sein, dass auch *Lizzia Claparèdei* nur einen vorübergehenden Zustand der *Lizzia blondina Forbes* darstellt, welch' letztere durch vier radiale Tentakelbündel von je drei Tentakeln ausgezeichnet ist. Das mir vorliegende Material gibt allerdings für eine solche Vermuthung keinen weiteren Anhalt, als dass die gelbliche Färbung des Magens, der Tentakelbulben und Tentakel an den charakteristischen Ton der *Lizzia blondina* erinnert.

Im Uebrigen gibt das mir vorliegende Material einen instruktiven Beleg für die Variabilität der betreffenden Art ab. Mit bemerkenswerther Constanz treten lediglich die vier ungetheilten Mundgriffel auf; alle übrigen Merkmale, welche Haeckel in die Artdiagnose aufnahm, zeigen einen auffälligen Fluss in der äusseren Erscheinung.

Die jüngsten, bereits üppig proliferirenden Exemplare besitzen eine Schirmhöhe von 0,5 mm bei einer Schirmbreite von 0,6 mm. Sie sind noch kleiner als die von Haeckel beobachteten Exemplare der *Dysmorphosa minima* und repräsentiren überhaupt die kleinsten craspedoten Medusen. Ungemein schwankend ist bei ihnen das Verhältniss zwischen Schirmhöhe und Schirmbreite, insofern beide sich wie 1 : 1 verhalten können, oder aber der Schirm breiter als hoch und umgekehrt höher als breit erscheint. Nicht minder variabel ist der conische Scheitelaufsatz des Schirmes gestaltet. Bei den jüngsten Exemplaren fehlt er meist ganz, während er bei den älteren bald als flache, bald als hochgewölbte Kuppel hervortritt. Ebenso variabel ist die Länge des breiten Magenstieles; in einigen Fällen ist er ebenso lang wie der Magen, in anderen wiederum erscheint er kaum angedeutet. Zwischen diesen beiden Extremen vermitteln nun zahlreiche Zwischenformen. Das Manubrium ragt bei kleineren Exemplaren aus dem Glockenmund hervor, während es bei grösseren weit von der Umbrella überdacht wird. Dass endlich auch die Tentakel in ihrer Zahl schwanken, wurde oben betont. Ich bemerke daher nur noch, dass bei den jüngsten Exemplaren (*Dysmorphosa*) die vier interradialen Tentakel kürzer sind als die

radialen. Später gleicht sich der Grössenunterschied aus, während die Zahl der radialen Tentakel verdoppelt wird. Die sekundären Radialtentakel erscheinen zunächst als stummelförmige Fortsätze neben den primären. Häufig treten sie nicht gleichzeitig auf, so dass man bei manchen Exemplaren einen oder zwei längere Sekundärtentakel antrifft, während die restirenden entweder nur als Stummel oder überhaupt noch nicht angelegt sind.

Im Allgemeinen sind es zwar die grösseren Exemplare, welche die für die Gattung *Lizzia* charakteristische Tentakelzahl aufweisen, allein ich beobachtete zwei Individuen, welche bei einem halben Millimeter Grösse bereits die radialen Tentakel verdoppelt hatten. Die Fangfäden scheinen ziemlich hinfällig zu sein, denn manche Exemplare hatten sämmtliche eingebüsst, während bei anderen nur ein Theil fehlte. Da ich ausnahmslos die älteren Tochtermedusen mit acht wohl entwickelten Tentakeln (vier radialen längeren und vier interradialen kürzeren) ausgestattet fand, so dürfte wohl kaum anzunehmen sein, dass in den soeben erwähnten Fällen die Tentakel von vornherein verkümmert waren.

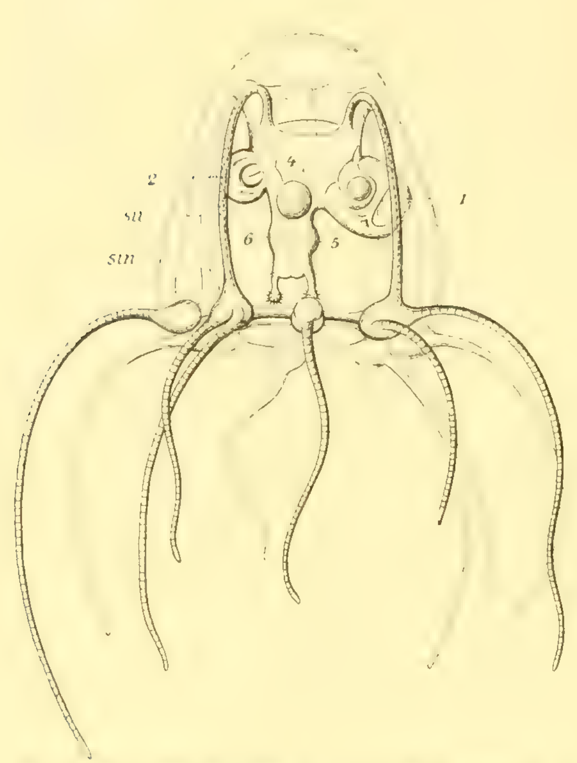


Fig. 2. *Lizzia Claparèdei Haeck.* im proliferirenden Zustande mit zwei Knospenkreisen (1 . . . 6).
Die radialen Tentakelbulben sind breiter als die interradialen, an den letzteren sitzt nur ein Tentakel, an den ersteren je zwei, von denen der secundär entstandene noch nicht die Länge des primären erreicht hat. *su.* Subumbrella. *s'u.* Subumbralsack.
Vergrösserung $\frac{56}{1}$.

Das Manubrium aller Exemplare von *Lizzia Claparèdei* war mit Medusenknospen bedeckt, so lange sie sich noch im *Dysmorphosa*-Stadium befanden. Die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise ist indessen nicht auf das Jugendstadium beschränkt, da auch der grössere Theil der Medusen im Gewande der *Lizzia* noch üppig proliferirte (vergl. Holzschnitt 2). Daneben aber traten zahlreiche ältere Medusen auf, welche Geschlechtsprodukte bildeten, und zwar fanden sich unter ihnen sowohl Weibchen, wie auch die von Claparède vermissten Männchen. In neun Fällen beobachtete ich zu meiner Ueberraschung Individuen, welche gleichzeitig proliferirten und Geschlechtsprodukte ausbildeten. Sie setzten sich aus fünf Männchen und vier Weibchen zusammen; ein Männchen und ein Weibchen befanden sich noch im *Dysmorphosa*-Stadium, während die übrigen entweder die zweiten Radialtentakel gerade als kurze Stummel neben den radialen Primärtentakeln anlegten oder bereits völlig in das *Lizzia*-Stadium eingetreten waren. Diese Wahrnehmung bestätigt nicht nur die von früheren Forschern geäusserte Ansicht, dass die ungeschlechtliche Vermehrung der geschlechtlichen vorausgeht (sind doch schon die Tochterknospen mit Enkelknospen bedeckt!), sondern sie lehrt, dass die Produktion von Geschlechtsprodukten unmittelbar nach dem Loslösen der ersten Knospen Platz greift. Ich möchte vermuthen, dass diese rapide und frühzeitige Ausbildung des Zeugungsmateriales der erhöhten

Temperatur des Oberflächenwassers während der Sommermonate zuzuschreiben ist, da unter den zahllosen im Februar gefischten Exemplaren von *Rathkea octopunctata* kein einziges auch nur eine Andeutung von Umwandlung der Ektodermzellen in Sexualprodukte erkennen liess.

Ein so reichhaltiges und interessantes Material von proliferirenden und geschlechtlich thätigen Margeliden gab mir die erwünschte Gelegenheit, nicht nur das Knospungsgesetz und die Knospung zu studiren, sondern auch das Verhältniss der Sexualprodukte zu den Knospen in den Kreis der Betrachtung zu ziehen.

Das Knospungsgesetz.

Was zunächst das **Knospungsgesetz der Lizzia Claparèdei** anbelangt, so hebe ich hervor, dass die Verhältnisse bis in das Detail genau mit jenen der *Rathkea octopunctata* übereinstimmen. Um daher nicht das zu wiederholen, was ich oben bereits ausführlich über das Knospungsgesetz der letztgenannten Art mittheilte, so beschränke ich mich auf diejenigen Punkte, welche für *Lizzia Claparèdei* charakteristisch sind.

Sämmtliche Exemplare, kleine sowohl wie grosse, besitzen zwei Knospenkreise von je vier interradialen Knospen. Mehr als zwei Kreise habe ich nicht wahrnehmen können; der proximale Kreis umfasst die grösseren, der distale die kleineren Knospen, welche nach dem für die Margeliden charakteristischen Gesetz opponirt sind. Entsprechend der geringeren Grösse von *Lizzia Claparèdei* tritt also auch eine geringere Zahl von Knospenkreisen als bei *Rathkea* auf. Ich vermuthe indessen, dass noch ein dritter Kreis angelegt wird und gründe diese Vermuthung nicht nur auf die Thatsache, dass auf Schnitten unter den grösseren Knospen des zweiten Kreises deutliche Ektodermverdickungen als Anlagen der entsprechenden Knospen des dritten Kreises wahrnehmbar sind, sondern auch auf den Befund bei einem der Männchen, welches gleichzeitig proliferirte. Hier war nämlich eine ringförmige Gonade in der Höhe jener Region angelegt, wo offenbar die abgefallenen Knospen des ersten Kreises gesessen hatten, während unterhalb der Gonade noch zwei wohl entwickelte Kreise von Knospen ausgebildet waren (vergl. Holzschnitt 3).

Auch an *Lizzia* fand ich die schon für *Rathkea* betonte Wahrnehmung (p. 19) bestätigt, dass bei der Betrachtung vom aboralen Pol und bei dorsaler Stellung der ältesten Knospen die drittältesten links liegen. Bei zwei Exemplaren konnte ich indessen eine Ausnahme von der Regel nachweisen, insofern die drittältesten Knospen rechtsseitig entwickelt waren. Die Tochterknospen legen ebenso frühzeitig wie diejenigen der *Rathkea* Enkelknospen an, und zwar ist an den vor der Lostrennung stehenden nicht nur der erste Knospenkreis ausgebildet, sondern auch der zweite durch Ektodermverdickungen angedeutet.

Ziemlich häufig standen die Knospen je eines Kreises in ungleicher Höhe, insofern die beiden jüngeren Knospen etwas tiefer (distalwärts) sich inserirten; in einigen seltenen Fällen sassen sie sogar mitten zwischen den beiden Knospenkreisen. Es liegt auf der Hand, dass durch das letztgenannte Verhalten die bereits oben (p. 19) hervorgehobenen Beziehungen zwischen der Stellung der Knospen bei Margeliden und Sarsiaden noch sinnfälliger hervortreten.

Die Bildung der Einzelknospen.

Wenn schon das Knospungsgesetz der *Lizzia Claparèdei* eine bis auf die Einzelheiten sich erstreckende Uebereinstimmung mit jenem der *Rathkea octopunctata* erkennen liess, so gilt dasselbe auch für die erste Entstehung und für die weitere Entwicklung der Einzel-

knospen. Ich war über die Aehnlichkeit der Bilder überrascht und kann versichern, dass man ohne vorherige Bestimmung des Objektes in Verlegenheit käme, scharf zu entscheiden, ob Knospen der *Lizzia* oder *Rathkea* vorliegen. Aus diesem Grunde verzichte ich darauf, nochmals in besonderen Abbildungen die für *Lizzia* giltigen Verhältnisse vorzuführen und beschränke mich auf einige kurze Mittheilungen.

Die am 11. Juli erbeuteten Exemplare von *Lizzia Claparèdei* waren mit Formalin behandelt worden. Wenn dasselbe auch die äussere Form und die Sexualprodukte gut conservirte, so erkannte ich doch bald, dass es für Erhaltung feinerer Strukturverhältnisse kein geeignetes Conservirungsmittel abgibt. Es sind das Erfahrungen, welche neuerdings mehrfach gemacht wurden. Ich ersuchte daher Dr. Hartlaub, dass er eventuell später erscheinende Medusen mit dem trefflich sich bewährenden Gemisch von Chromessigsäure behandeln möge und erhielt dann auch etwa 60 Exemplare der *Lizzia* zugesendet, welche Ende Juli und am 3. August 1894 erbeutet und in der gewünschten Weise behandelt waren. Die Form war ebenso wohl erhalten wie nach Formalinbehandlung, und zudem zeigten die 15 in Schnitte zerlegten Exemplare eine tadellose Erhaltung der Gewebe.

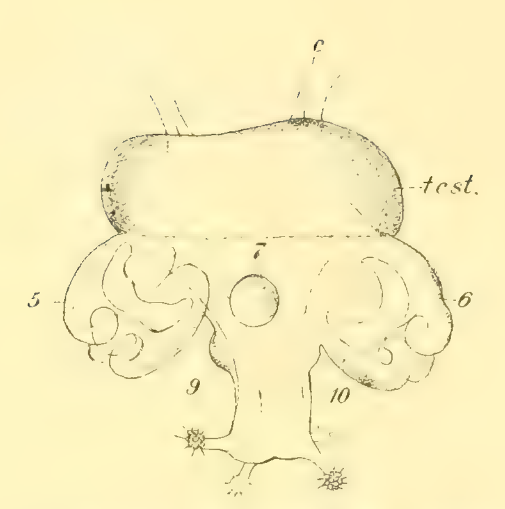
Auf Querschnitten durch das Manubrium fallen wiederum die vier interradialen Entodermwülste unterhalb der Knospen auf. Im Uebrigen zeigt das Entoderm dieselbe Beschaffenheit wie bei *Rathkea*: grosse Saftzellen mit kugligen Kernen und zahlreichen in Vakuolen eingebetteten Schollen und Pigmentkörnern, dazwischen Zellen indifferenten Charakters und Drüsenzellen mit gegen die Stützlamelle spitz sich ausziehenden Enden. Das ektodermale Plattenepithel geht an jenen Stellen, wo die jüngsten Knospen sich ausbilden, in würfelförmige oder polyedrisch sich gegenseitig abplattende Zellen über, welche sich intensiver färben. Die erste Anlage einer Tochterknospe (es gelten diese Angaben speziell für die Knospenanlagen des dritten Kreises) finde ich stets einschichtig. Ist die darüber liegende Knospe des zweiten Kreises bereits weit entwickelt, so hängt die Ektodermverdickung nicht mehr mit ihr zusammen, was stets der Fall ist, wenn die darüber liegende Knospe die frühesten Stadien noch nicht überschritten hat. Späterhin wird die Ektodermverdickung in ihrer Mitte mehrschichtig. Die kleinen polyedrischen Zellen, deren Grenzen oft schwer wahrnehmbar sind, messen im Mittel 0,006 mm; ihre kugligen, mit einem glänzenden Kernkörperchen ausgestatteten Kerne 0,004—0,005 mm. Stets heben sich die Ektodermverdickungen scharf von den unterliegenden entodermalen Saftzellen ab: niemals ist eine Entodermzelle nachweisbar, welche, die dünne Stützlamelle durchsetzend, als Zeuge für Betheiligung des mütterlichen Entoderms am Aufbau der Knospe angesprochen werden könnte. Und was hier für die jüngsten Anlagen der Tochterknospen hervorgehoben wurde, gilt ebenso für die ersten Enkelknospen. Da ich gerade für die Anlage der Enkelknospen an dem Manubrium der Tochtersprösslinge besonders instruktive und einwandfreie Schnittserien erhielt, so betone ich nachdrücklich, dass die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm von vornherein scharf und klar nachweisbar ist. Man könnte ja vermuthen, dass dann, wenn die Gewebe noch einen embryonalen Charakter aufweisen, es schwer zu entscheiden sei, ob nicht doch eine entodermale Einwanderung stattfinde, welche zur Folge hätte, dass die in die ersten Enkelknospen eingewanderten Elemente auf die späteren Knospenkreise übertragen würden. Ich selbst glaubte im Beginn meiner Untersuchungen, dass auf diesem Wege ein Verständniss für die eigenartige Margelidenknospung gewonnen werden könne und dass sie sich lediglich als eine Modifikation des gewöhnlichen Modus herausstellen möchte. Obwohl ich schon für *Rathkea* diese Vorstellung fallen

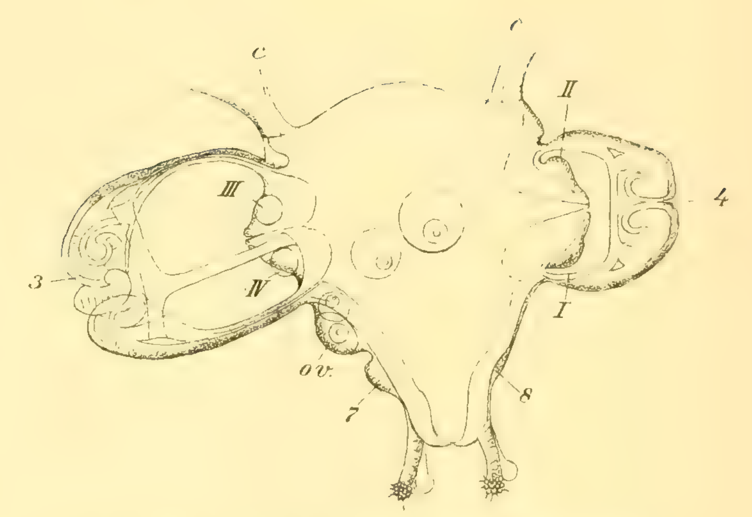
lassen musste, so habe ich doch noch speziell mein Augenmerk auf die erste Anlage der Enkelknospen bei einer andern Margelidenspecies gerichtet. Ich kann nur versichern, dass auch bei *Lizzia* die Präparate klar und scharf die rein ektodermale Anlage der Enkelknospen zeigen. An jenen Stellen, wo nach dem Knospungsgesetz die Sprösslinge entstehen, wird das Ektoderm des Manubriums der Tochterknospe zunächst zwei- und dann mehrschichtig, ohne dass eine zwischen beide Blätter einwandernde Entodermzelle nachweisbar wäre. Glatt zieht der Ektodermwulst über das Entoderm weg; nie wölbt sich das letztere auch nur sanft empor, um schon auf den frühesten Stadien seine Betheiligung an dem Aufbau des Entoderms der Sprösslinge anzudeuten.

Wiederum sind es die tiefer liegenden und an die Stützlamelle angrenzenden Ektodermzellen, welche, cylindrisch sich streckend und zu einem geschlossenen Säckchen sich anordnend, das Entoderm der Knospe herstellen. Die weitere Umbildung der Knospe vermittelst eines Glockenkernes zu einer jungen Meduse, deren Gastrovaskularraum schliesslich in Verbindung mit jenem des Mutterthieres tritt, verläuft so völlig übereinstimmend mit der Entwicklung der *Rathkea*-Knospen, dass ich mich in dieser Hinsicht durchaus auf die oben gegebene Schilderung beziehen kann. Bei *Lizzia* konnte ich mich überzeugen, dass der Spaltraum in dem der Knospe unterliegenden mütterlichen Entoderm, welcher durch Auseinanderweichen der Zellen entsteht, von vornherein kreuzförmig gestaltet ist und genau dem kreuzförmigen Querschnitt des Magens der Knospe correspondirt.

Beziehungen zwischen Gonaden und Knospen.

Was schliesslich das Verhältniss zwischen Sexualprodukten und Knospen anbelangt, so ist dasselbe ein rein äusserliches, insofern diejenigen Partieen des Manubriums, wo ursprünglich die Knospenkreise standen, späterhin zu Gonaden umgewandelt werden. Irgendwelche tiefere Beziehungen zwischen Urkeimzellen und den ersten Knospenanlagen sind nicht vorhanden: niemals ist eine Zelle nachweisbar, welche, etwa einer jugendlichen Eizelle gleichend, durch wiederholte Theilungen die Knospe hervorgehen liesse. Bei jenen Exemplaren, wo gleichzeitig Geschlechtsprodukte und Knospen ausgebildet werden, entwickeln sich die Gonaden ebenso selbständig, als ob Knospen nicht vorhanden wären, und nehmen andererseits die Knospen unbehelligt von den Keimzellen ihre weitere Ausbildung. Im Einzelnen bieten die topographischen Beziehungen zwischen Knospen und Gonaden bei den neun untersuchten Exemplaren manch' interessante Abwechslung dar. Was zunächst die fünf proliferirenden Männchen anbelangt, so zeigte eines derselben eine dicke ringförmige Gonade oberhalb zweier Knospenkreise (vergleiche Holzschnitt 3). Sie endet scharf abgesetzt über den Sprösslingen und nimmt genau jenen Raum ein, wo sonst der erste Knospenkreis sitzt. Bei einem anderen Exemplare liegen die Verhältnisse ähnlich: der Hoden bedeckt fast das ganze Manubrium und endet scharf abgesetzt vor dem einzigen distalen Knospenkreis. Die Gonadenbildung ergreift von vornherein nicht nur die radialen, sondern auch die interradialen Flächen des Magens und schliesslich die zwischen den Knospen gelegenen Partieen. So finde ich auf Querschnitten durch ein drittes Exemplar die Knospen von breiten und dicken Geschlechtsfeldern überwallt. Endlich kommt es vor, dass nicht nur die proximalen, sondern auch die distalen Flächen zwischen zwei Knospenkreisen in Gonaden umgewandelt werden. Ich habe dies Verhalten an zwei Exemplaren beobachtet, bei denen die Hoden noch auf einem jüngeren Stadium verharrten.





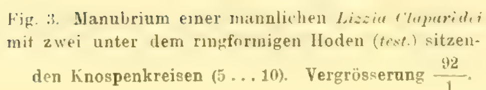

Fig. 3. Manubrium einer männlichen *Lizzia Claparèdei* mit zwei unter dem ringförmigen Hoden (*test.*) sitzenden Knospenkreisen (5 . . . 10). Vergrösserung $\frac{92}{1}$.

Fig. 4. Manubrium einer weiblichen *Lizzia Claparèdei* mit den zwischen die Knospen (3 . . . 8) sich eindrängenden Eiern (*ov.*). I . . . IV Enkelknospen. *c* Radiargefässe. Vergrösserung $\frac{92}{1}$.

Was hier für die Männchen erwähnt wurde, gilt ebenso für die proliferirenden Weibchen. Bald endet die Gonade scharf abgesetzt vor dem obersten Knospenkreis, bald dringt sie zwischen die Knospen des genannten Kreises vor, bald werden auch die distalen zwischen zwei Knospenkreisen gelegenen Flächen zur Eibildung verwerthet. Das letztgenannte interessante Verhalten bilde ich im Holzschnitt 4 ab, wo radial und interradial reife Eier nicht nur zwischen den beiden noch vorhandenen Knospen des ersten Kreises (Knospe 3 und 4), sondern auch unterhalb (distal) derselben ausgebildet werden.

Sobald sämmtliche Knospen sich losgelöst haben, wird der ganze Magen bis in die Nähe der Mundgriffel von einer ringförmigen Gonade bedeckt. Die rapide Umwandlung des ektodermalen Zellenmateriales zu einer 0,06 - 0,09 mm dicken Gonade mag es mit sich bringen, dass auch bei den kleinsten Geschlechtsthieren von vornherein nicht nur die radialen, sondern auch die interradialen Magenflächen in die Ausbildung von Zeugungsmaterial hereinbezogen werden. Nur in den oben erwähnten Fällen, wo die Gonaden sich zwischen den Knospenkreis vordrängen, tritt eine Scheidung in radiale Geschlechtsfelder und in interradiale sterile resp. proliferirende Flächen hervor.

Die jugendlichen Geschlechtsdrüsen bauen sich aus kleinen polyedrischen Ektodermzellen auf, welche in Bezug auf Form und Grösse durchaus mit den Elementen der jugendlichen Knospen übereinstimmen. Ebenso scharf wie die letzteren grenzen sie sich von den entodermalen Saftzellen ab. Die kleinen, im Mittel 0,006 mm messenden Ektodermzellen mit ihren kugligen Kernen liefern bei den Männchen die Samenmutterzellen, während sie bei den Weibchen, ansehnlich heranwachsend, sich in Eizellen umwandeln.

Die Hoden lassen an den mit Formol behandelten Exemplaren einen zart fleischfarbenen Ton erkennen. Die tieferen, dem Entoderm anliegenden Schichten setzen sich aus einem Polster polyedrischer Zellen mit runden, 0,003 – 0,004 mm messenden Kernen zusammen. Sie repräsentiren die Samenmutterzellen, welche allmählich in die dicke periphere Spermamasse übergehen. Die Köpfe der Samenzellen sind sehr klein und messen nicht über 0,001 mm. Einen Schwanz-

faden konnte ich an dem conservirten Material nicht wahrnehmen. Zu äusserst liegt eine dünne einschichtige Lage abgeplatteter polyedrischer Deckzellen.

In den Ovarien entwickeln sich die kleinen Urkeimzellen allmählich zu grossen kugligen Eiern, welche durchschnittlich 0,08—0,12 mm messen und durchaus peripher liegen. Wo mehrere Eier neben einander liegen, platten sie sich durch Druck an den Berührungsflächen ab oder nehmen sie ovale Gestalt an. Die tieferen Lagen und die zwischen den reifen Eiern frei bleibenden Räume werden von den kleinen Keimzellen erfüllt, unter denen hier und da bereits einige sich zu vergrössern beginnen und alle nur denkbaren vermittelnden Stadien zwischen den Extremen abgeben. An der Vergrösserung betheiligen sich auch die Kerne, welche in den reifen Eiern durchschnittlich 0,04 mm messen. Sie zeigen feine Chromatinfäden und ein kleines Kernkörperchen von 0,002 mm Grösse. Eine Anordnung der reifen Eier in radiale Streifen konnte ich ebenso wenig wie Claparède wahrnehmen; sie wölben sich an den verschiedensten Stellen des Magens halbkugelig hervor und sind daher bei flüchtiger Betrachtung leicht mit jungen Knospen zu verwechseln. Ebenso wie an den Hoden tritt auch an den Ovarien eine dünne einschichtige Lage von Plattenepithel als periphere Schichte auf, welche durch die vordrängenden reifen Eier stark gedehnt wird.[1])

Nach den hier mitgetheilten Beobachtungen dürfte die Lebensgeschichte der *Lizzia Claparèdei* folgenden Verlauf nehmen. Aus den befruchteten Eiern werden sich Flimmerlarven entwickeln, welche (analog dem Entwicklungsgange anderer Margeliden) sich fixiren und zu einem den Gattungen *Eudendrium (Bougainvillea)* resp. *Podocoryne* zugehörigen oder verwandten Hydroiden auswachsen. Der letztere knospt die jungen Medusen, welche zunächst ein *Dysmorphosa*-Stadium durchlaufen und dann die Charaktere der Gattung *Lizzia* annehmen. In beiden Stadien kommt den kleinen Medusen die Fähigkeit ungeschlechtlicher Vermehrung durch eine nach bestimmten Gesetzen erfolgende Knospung zu. Die Tochtersprösslinge, welche von Haeckel als *Dysmorphosa minima* beschrieben wurden, erzeugen noch vor ihrer Lostrennung vom mütterlichen Manubrium Enkelknospen. Nach der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Sprossung werden die Geschlechtsprodukte angelegt. Gelegentlich tritt die Geschlechtsreife so frühzeitig ein, dass ein und dasselbe Individuum gleichzeitig proliferirt und reife Sexualprodukte ausbildet. *Lizzia Claparèdei* ist getrennt geschlechtlich; die bisher unbekannt gebliebenen Männchen sind ebenso häufig und von gleicher Grösse wie die Weibchen.

Ganz anders lauten freilich die Vorstellungen, welche sich der Entdecker unserer Art, Claparède, über ihren Entwicklungscyclus bildete (1860, p. 401—404). Da sie nicht nur zu ihrer Zeit gerechtfertigtes Aufsehen erregten, sondern auch bis heute noch nicht endgiltig widerlegt wurden, so gestatte ich mir, seine Beobachtungen ausführlicher wiederzugeben.

Claparède beobachtete im September 1859 an der schottischen Küste pelagisch flottirende

[1]) Nachträglich sendete mir Dr. Hartlaub noch zwei Exemplare der *Lizzia Claparèdei*, an welchen auch ihm die gleichzeitige Produktion von Knospen und Geschlechtsprodukten aufgefallen war. Das eine Exemplar war am 29. August, das andere am 5. Oktober erbeutet worden. Beide waren Weibchen, welche nur je eine einzige weit entwickelte Tochterknospe zwischen vollständig reifen Eiern aufwiesen. Während an der im August erbeuteten *Lizzia* noch Enkelknospen angelegt waren, so fehlten diese dem Spätling aus dem Oktober. Im September und Oktober d. J. wurden überhaupt die *Lizzien* bei Helgoland selten und der Mangel von Enkelknospen deutet darauf hin, dass der Höhepunkt des Erscheinens längst überschritten ist.

Eier, welche zu seiner Ueberraschung eine kleine, mit acht Tentakeln ausgestattete, craspedote Meduse enthielten. Er kam denn auch bald dem Mutterthiere, in welchem er eine *Lizzia (Lizzia Claparèdei Haeckel)* erkannte, auf die Spur. Viele dieser kleinen Medusen waren Weibchen, während vergeblich nach Männchen geforscht wurde. Die im Manubrium gelegenen Eier waren theils ungefurcht, theils enthielten sie Embryonen in verschiedenen Stadien der Entwicklung, welche durchaus den pelagisch gefischten Embryonen glichen. So kommt denn Claparède zum Schluss, dass die *Lizzia* sich ohne Generationswechsel fortpflanzt und noch innerhalb des Ovariums Embryonen ausbildet, welche, von den mangelnden Mundgriffeln und der geringeren Tentakelzahl abgesehen, dem Mutterthier gleichen.

Allerdings verhehlt Claparède nicht, dass man den Einwand erheben könne, es handle sich bei den im Ovarium gelegenen Embryonen um Knospen. Die Ausführungen, mit denen er diesem Einwand zu begegnen sucht, sind so interessant, dass ich sie mit seinen eigenen Worten wiedergebe: „Dieses fruchtlose Forschen nach *Lizzia*-Männchen ist also noch kein Beweis, dass die fraglichen Körper Knospen seien. Ausserdem sind dieselben, was die Form anbelangt, gewöhnlichen Eiern vollkommen gleich, und sie sitzen in der Wand des Manubriums wie ein Ei im Eierstock. Die Verhältnisse sind hier von der gewöhnlichen Knospung bei Scheibenquallen weit verschieden. An der schottischen Küste war ich im Falle, die Knospung am Magenstiel oder Manubrium bei *Sarsia gemmifera* und bei *Slabberia halterata Forbes* zu beobachten . . . Stets sah ich die Höhle des Manubriums sich in diejenige der jungen Knospen fortsetzen, so dass das Gastrovaskularsystem der Knospe mit demjenigen des Mutterthieres innig zusammenhängt, und erst später trat eine Abschnürung ein. Bei unserer *Lizzia* dagegen findet zwischen dem Gastrovaskularsystem des jungen Individuums und demjenigen des Mutterthieres keine solche Verbindung statt. Ausserdem stellen die bis jetzt beobachteten Knospen der Sarsiaden in ihrem frühesten Stadium niemals eine Kugel mit keimbläschenähnlichem Kerne dar.“

Nach meinen obigen Mittheilungen über die Beziehungen zwischen proliferirenden und geschlechtlich thätigen Lizzien fällt es nicht schwer, den Irrthum, in welchen Claparède verfiel, zu berichtigen. Entschieden hat er sowohl proliferirende Exemplare, wie auch geschlechtsreife Weibchen vor Augen gehabt; möglich ist es sogar, dass ihm jene interessanten Stadien vorlagen, wo die Gonaden sich zwischen die Knospen eindrängen. Da nun die reifen Eier an Grösse den mittleren Knospen gleich kommen und da weiterhin gerade der auffälligste Charakter der durch ektodermale Knospung entstehenden Tochtersprösslinge in der vom Mutterthier unabhängigen Anlage des Gastrovaskularraumes beruht, so ist es immerhin begreiflich, dass Claparède die Knospen für geschlechtlich erzeugte Embryonen hielt.

Was endlich die pelagisch gefischten Eier mit dem eingeschlossenen Medusen-Embryo anbelangt, so geht unzweideutig aus den Abbildungen hervor, dass es sich um Knospen von mittlerer Grösse handelt, welche zufällig früher abfielen. Sie sind indessen niemals von einer Hülle umgeben, welche einer Eimembran gleicht. Ich hebe dies ausdrücklich hervor, weil häufig durch die sichelförmig gebogenen Tentakel der Eindruck hervorgerufen wird, als ob eine zarte Membran über den Tentakelkreis wegziehe. Thatsächlich hat denn nicht nur Claparède, sondern auch späterhin Fewkes (1881, p. 145) das Auftreten einer Hüllmembran behauptet.

Für den eigenartigen Charakter junger Margelidenknospen wüsste ich kein sprechenderes Zeugniss anzuführen als die Thatsache, dass ein bewährter Forscher, wie Claparède, sich täuschen liess und die Sprösslinge für geschlechtlich erzeugte Embryonen erklärte!

Bemerkungen über die Knospung von Cytaeis macrogaster Haeck.

Die Ergebnisse, welche ich über die Knospung von *Rathkea* und *Lizzia* gewonnen hatte, liessen es mir wünschenswerth erscheinen, auch andere Vertreter proliferirender Margeliden in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Leider waren meine Bemühungen um gut erhaltenes Material (Museumsexemplare, deren Conservirung meist viel zu wünschen übrig lässt, schloss ich von vornherein aus) wenig erfolgreich. Immerhin verdanke ich Dr. Vanhöffen die Zusendung eines Exemplares von *Cytaeis macrogaster*, welches der verdiente italienische Marineoffizier Chierchia auf der Reise des „Vettore Pisani" am 17. Juni 1884 zwischen den Galapagos- und Sandwich-Inseln gesammelt und mit Chromosmiumsäure conservirt hatte. Das Exemplar hatte bereits Untersuchungszwecken gedient und war daher theilweise zerstört. Ich zerlegte es in Querschnitte und fand die Gewebe noch ziemlich wohl erhalten. Wenn es mir auch über die Frage nach der ersten Entstehung der Knospen keinen entscheidenden Aufschluss gab, so habe ich doch an demselben Verhältnisse nachweisen können, welche unter allen bisher bekannt gewordenen Medusen ganz eigenartig dastehen und vielleicht einer kurzen Mittheilung werth sind.

Das Manubrium der *Cytaeis* ist bekanntlich mit einer Brut von Knospen in den verschiedensten Entwicklungsstadien bedeckt, welche — so weit die Abbildungen von Eydoux et Souleyet (1852, Zoophytes, Taf. 2, Fig. 4—15) und Haeckel (1879, Taf. VI, Fig. 1) erschliessen lassen — regellos auf dem oberen Drittel des geräumigen Magenrohres zerstreut sind. Auch ich vermochte eine gesetzmässige Gruppirung der Knospen an dem vorliegenden Exemplare nicht zu erkennen. Sie waren weniger zahlreich, als auf den vorgenannten Abbildungen angegeben wird, fanden sich dagegen noch auf der unteren Magenhälfte vor. Offenbar hatte sich bereits eine grosse Zahl von Knospen losgelöst, da gerade das obere Viertel frei von solchen erschien. Dagegen nistete sich hier eine Anzahl parasitirender *Edwardsia*-Larven ein, welche, in den Ektodermbelag eingesenkt, äusserlich aufsassen. Es liegt auf der Hand, dass der Parasitismus von Aktinienlarven, auf deren Anwesenheit auch Vanhöffen aufmerksam geworden war, wesentlich durch ein Schutzbedürfniss bedingt wird, da die Ausbildung von Tentakeln, das Vorhandensein einer Mundöffnung und Reste verdauter Copepoden in dem Magen der Edwardsien die Annahme einer Ernährung von Seiten des Wirthes ausschliessen.

Von den Fremdlingen unterschieden sich mit blossem Auge die *Cytaeis*-Knospen durch geringere Grösse. Die letzteren waren gruppenweise in weiten Abständen vertheilt; jede Gruppe bestand aus 5—8 Individuen, welche annähernd derselben Entwicklungsstufe angehörten. Eine Vertheilung der jüngeren Individuengruppen auf die distale Magenhälfte, der älteren dagegen auf die orale war nicht nachweisbar.

Auf den Schnitten trat zunächst das entodermale Magenepithel des Mutterthieres in einer Ausbildung entgegen, welche an das Verhalten bei *Rathkea* erinnert: eine einheitliche, nicht unterbrochene Lage von cylindrischen, vakuolisirten Entodermzellen mit Pigmentkörnern und kugligen, im Centrum gelegenen Kernen. Hie und da waren Drüsenzellen eingestreut.

Dem Entoderm liegt ein auffällig dickes Polster von Ektodermzellen auf, welches den ektodermalen Knospenpolster der *Rathkea* ähnelt. Die kleinen polyedrischen Zellen besitzen runde Kerne und messen durchschnittlich 0,005 mm. Denkt man sich die interradialen Ektodermpolster

der *Rathkea* zusammengeflossen und in ununterbrochener Lage das Manubrium allseitig umgebend, so ergibt sich das für *Cytaeis* charakteristische Verhalten.

Da nun einerseits das durchschnittlich 0,05 mm dicke Ektodermpolster durch eine Stützlamelle scharf vom Entoderm abgegrenzt ist und da andererseits die Knospen aus den peripheren Lagen des Ektoderms sich vorwölben, ohne dass irgend eine Betheiligung des mütterlichen Entoderms nachweisbar ist, so möchte man leicht geneigt sein, gerade in *Cytaeis* ein besonders instruktives Beispiel für rein ektodermale Knospung zu erblicken. Die Verhältnisse liegen indessen nicht so einfach, wie es nach der bisherigen Darstellung scheinen möchte, insofern bei genauerer Betrachtung eine Struktur sich ergibt, welche unter allen Medusen ganz eigenartig dastehen dürfte. Die Leibeshöhlen der älteren Knospen münden in ein capillares Netzwerk von Gefässen ein, welches in das Ektodermpolster eingelagert ist und von einem Epithelbelag ausgekleidet wird. In der distalen (oralen) Partie des Magenrohres gleicht der Zellbelag des Capillarnetzes so völlig den dazwischen gelegenen Ektodermzellen, dass es schwer fällt, die Schichten auseinander zu halten. Zudem sind hier die Gefässe oft noch geschlossen und nur in Gestalt solider Stränge angedeutet, welche die Ektodermzellen durchsetzen. In der Magenmitte grenzen sie sich schärfer dadurch ab, dass eine Stützlamelle zwischen Ektoderm- und Gefässzellen auftritt, welche in der oberen Magenhälfte sogar zu einer Gallertlage sich erweitert. Man vermeint geradezu, einen Schnitt durch das sogenannte Mesoderm der Alcyonarien mit seinen entodermalen Gefässcapillaren vor sich zu haben; mit dem Unterschiede freilich, dass zellige Einlagerungen in der Gallerte fehlen. Die stärkeren Gefässstämme verlaufen in der Längsrichtung des Manubriums und nehmen allmählich in proximaler Richtung (gegen die Ansatzstelle des Magenrohrs) an Caliber zu. Eine Einmündung in den Gastralraum des Mutterthieres konnte ich an den Querschnitten nicht nachweisen, doch möchte ich vermuthen, dass eine solche an der Ursprungsstelle der Radiärgefässe zu suchen ist. Da namentlich an jenen Stellen, wo Gruppen älterer Knospen sich erheben, oft mehrere stärkere Gefässe im Querschnitt getroffen werden, so kann die dem Entoderm aufliegende Zellenlage eine ungewöhnliche Dicke (bis zu 0,2 mm) erreichen und das letztere gegen den Gastralraum wulstförmig vordrängen. Niemals beobachtet man indessen, wie ich ausdrücklich nochmals hervorhebe, auch an diesen Stellen einen Durchbruch des Capillarnetzes in den Magen.

Die jüngsten Knospen wölben sich aus der peripheren Lage des ektodermalen Zellpolsters hervor. Sie sind solid und lassen einen abgegrenzten centralen Zellhaufen als Fortsatz jener Zellstränge erkennen, welche, späterhin sich aushöhlend, zu Capillargefässen umgewandelt werden. Da ihre weitere Entwicklung vermittelst eines Glockenkernes durchaus nach dem bekannten Modus erfolgt, so verzichte ich auf eine eingehendere Darstellung und hebe lediglich hervor, dass die Leibeshöhle der ältesten Medusenknospen — oft dichotom gegabelt — direkt in das Gefässnetz übergeht.

Unter den gesammten Hydromedusen wüsste ich keinen Fall anzuführen, in dem die Ausbildung eines capillaren und mitten im Ektoderm gelegenen Gefässnetzes im Umkreise des Manubriums sicher nachgewiesen wäre. Wo an den Gonophoren von Hydroiden und Siphonophoren derartige Gefässnetze auftreten, erweisen sie sich als Umbildungen des entodermalen Spadix, welche dem Capillarnetz der *Cytaeis* nicht homolog sind. Ich bin sogar im Zweifel, ob dasselbe überhaupt als eine entodermale Bildung aufzufassen ist, welches seiner Genese nach mit den Gefässnetzen der Hydromedusen — ich erinnere an die Gefässnetze auf der Subumbrella von

Medusen und Siphonophorenglocken, auf der Scheibe der Velelliden, und im Umkreise der *Corymorpha*-Polypen — zu vergleichen ist. Wenn auch die Vermuthung, dass das Capillarnetz von *Cytaeis* eine rein ektodermale Bildung repräsentirt, welche in Anpassung an die üppige Knospung secundär ihre Entstehung nahm, etwas kühn klingt, so erlaube ich mir immerhin, darauf hinzuweisen, dass in jenen Regionen, wo die ersten Anfänge des Netzes gelegen sind, wir es mit Zellen zu thun haben, welche offenbar aus dem Materiale des ektodermalen Polsters sich sondern und anfänglich weder an Grösse, noch an Beschaffenheit der Kerne und Tinktionsvermögen von den umgebenden Ektodermzellen zu unterscheiden sind. Auch der von mir vermuthete Durchbruch der stärkeren Stämme in das Gastrovaskularsystem des Mutterthieres könnte gegen eine derartige Auffassung nicht sprechen, insofern er ein Analogon in dem Durchbruch der Leibeshöhle der Tochterknospen von *Rathkea* findet. Es ist ja sehr auffällig, dass die zum Loslösen reifen Knospen von *Cytaeis* keinen direkten Zusammenhang mit dem Magenraum des Mutterthieres erkennen lassen: die Einmündung ihrer Leibeshöhlen in ein ektodermales Gefässnetz, welches secundär mit dem Gastralraum der Muttermeduse Beziehungen eingeht, ersetzt in physiologischer Hinsicht den mangelnden Durchbruch der Einzelknospen und sichert eine ausgiebige Ernährung.

Sicherlich eröffnet sich demjenigen, welcher in die glückliche Lage kommen sollte, an einem reichen Materiale jüngerer und älterer proliferirender Exemplare von *Cytaeis* die Knospenentwicklung zu studiren, ein lohnendes Arbeitsfeld. Es wäre zunächst der Nachweis zu erbringen, ob das capillare Gefässnetz lediglich den proliferirenden Exemplaren zukommt und ob es thatsächlich eine rein ektodermale Bildung repräsentirt. Glückte der letztere (sicher nicht schwer zu erbringende) Nachweis, so wäre damit auch die rein ektodermale Entstehung der Knospen erwiesen. Weiterhin wäre zu beachten, ob die jungen Medusen ihre Knospen nach ähnlichem Gesetz anlegen, wie es für *Rathkea* gilt, und ob erst im weiteren Verlaufe die regellose Knospung im Umkreise des Magens eintritt. Die ältesten Tochterknospen, welche ich beobachtete, hatten noch keine Enkelknospen angelegt. Ich möchte indessen vermuthen, dass die regellose Vertheilung der Knospen ein secundäres Verhalten ist, welchem an den jüngsten proliferirenden Exemplaren eine gesetzmässige Gruppirung vorausging. Die Ausbreitung des ektodermalen Knospenpolsters über die gesammte Magenfläche, der mangelnde Durchbruch der Knospenleibeshöhle in diejenige des Mutterthieres und die Ausbildung eines im ektodermalen Knospenpolster gelegenen Gefässnetzes — das sind Züge, welche gewiss nicht für primäre Verhältnisse sprechen.

Die Homologie der Keimblätter.

Die Wahrnehmung, dass Medusenknospen aus einem ektodermalen Zellmaterial ohne Betheiligung des mütterlichen Entoderms sich aufbauen, war mir insofern überraschend und befremdend, als sorgfältige neuere Untersuchungen das gegentheilige Verhalten für die Hydroidenknospung nachgewiesen hatten. Ich muss es der Entwicklung unserer Kenntnisse überlassen, ob der von mir für die Margeliden nachgewiesene Modus einer rein ektodermalen Knospung weiter verbreitet ist, als wir bis jetzt vermuthen. Leider stand mir kein conservirtes Material von knospenden Sarsiaden zur Verfügung, an dem ich vermittelst Schnittserien die Anlage der Knospen hätte verfolgen können. Aus den Abbildungen, welche frühere Beobachter von ihnen entwarfen, und aus meinen eigenen Wahrnehmungen scheint mir indessen hervorzugehen, dass die Verhältnisse

wesentlich anders liegen, als bei den Margeliden. Das mütterliche Entoderm betheiligt sich von vornherein an dem Aufbau der Knospe und steht auf allen Stadien continuirlich in Zusammenhang mit dem Knospenentoderm (vergleiche Taf. I, Fig. 3 und 4). Da auch die Leibeshöhle der Knospe von Anfang an frei mit derjenigen des Mutterthieres communicirt, so ergeben sich für die Sarsiaden dieselben Verhältnisse wie für die Hydroiden. Es scheint mir nicht statthaft, an die bis jetzt ohne Analogon dastehende Margelidenknospung Bemerkungen anzuknüpfen, welche über das Beobachtete hinausschiessen und sich in das Gebiet phantasievoller Hypothesen verlieren.

Wohl aber möchte ich darauf hinweisen, dass mir die obige Wahrnehmung von einem Gesichtspunkte aus weniger befremdend erscheint, welcher gerade für die überwiegende Mehrzahl der Beobachter einen Stein des Anstosses abgeben dürfte. Homologe Organe müssen auf gleiche Weise entstehen — so lautet die Forderung, welche die heutigen Embryologen erheben. Wenn der Gastrovaskularapparat einer knospenden Meduse hier aus dem Ektoderm, dort aber aus dem Entoderm des Mutterthieres seine Entstehung nimmt, so können beide Organsysteme nicht in Parallele gesetzt werden. Es sollte mich nicht überraschen, wenn derartige Deduktionen auftauchen würden, und so gestatte ich mir, darauf hinzuweisen, dass das Studium der Knospungs- und Regenerationserscheinungen schon manche Thatsachen enthüllt hat, welche zum energischen Einspruch gegen die Uebertreibungen einer exclusiv genetischen Betrachtungsweise auffordern.

Sollen wir etwa identisch gestaltete Endformen nicht miteinander vergleichen dürfen, obwohl die sinnfälligsten Verschiedenheiten in der Ausbildung der Organsysteme obwalten, je nachdem sie auf geschlechtlichem oder auf ungeschlechtlichem Wege erzeugt wurden? Sollen wir den Vorder- und Enddarm geschlechtlich erzeugter Würmer nicht den entsprechenden regenerirten Abschnitten (bei Exemplaren derselben Art) homolog erachten, lediglich aus dem Grunde, weil sie im ersteren Falle durch ektodermale Einsenkungen, im letzteren dagegen vom Entoderm des Mitteldarmes aus neu gebildet werden? Da dürfte doch immerhin die Frage berechtigt sein, ob denn als oberstes Kriterium für die Homologie von Organsystemen ihre gleiche Entstehungsweise gilt. Wollte man diesen Grundsatz zunächst auf den Vergleich der embryonalen Keimblätter anwenden, so wäre es sehr schwierig, überhaupt von einer Homologie derselben zu reden. Weder sind sie principiell von einander verschieden, da sie aus dem Material einer einzigen Zelle oder durch Faltung resp. Einwanderung von einer als Ektoderm bezeichneten einschichtigen Lage aus ihre Entstehung nehmen, noch auch ist ihre Entstehungsweise die gleiche. Ein mittleres Keimblatt kann durch allseitige Einwanderung von Zellen, durch lebhafte Theilung nur zweier Zellen oder durch Einfaltung von Seiten des Entoderms seine Entstehung nehmen. Ich weiss wohl, dass man nun durch Einführung der Begriffe „Mesoblast" und „Mesenchym" dem verschiedenen Entstehungsmodus Rechnung trug und die Homologieen zwischen den auf verschiedene Weise entstandenen mittleren Lagen in Abrede stellte. Nicht nur die letzteren, sondern auch die zwischen ihnen entstehenden Hohlraumsysteme, das „Schizocöl" und das „Enterocöl", sollen principiell verschiedene Bedeutung besitzen. Nun ergibt es sich freilich, dass ein principieller Unterschied zwischen einwandernden Zellen und sich einfaltenden Zelllagen weder bei den einzelnen Thierstämmen, noch innerhalb desselben Typus obwaltet. Im Einzelfall ist es oft unmöglich, einen sicheren Entscheid zu führen, ob eine mesoblastische oder mesenchymatöse Bildung vorliegt, ob die Leibeshöhle ein Schizocöl oder Enterocöl repräsentirt. Genau dieselben Erwägungen gelten auch für die Homologisirung der entodermalen Schichten. Mag ein Entoderm durch Invagination, mag es durch Delamination seine Entstehung nehmen, so erachte ich in beiden Fällen die ent-

sprechenden Lagen für homolog und glaube mich bei dieser Anschauungsweise in guter Gesellschaft zu befinden. Wer die Spalträume des Mesoderms als Bildungen sui generis in principiellen Gegensatz bringt, der sollte dann doch consequent sein und den Urdarm, welcher durch Auseinanderweichen delaminirter Zellen entsteht, als nicht homolog dem durch Invagination gebildeten erachten. Die Entstehungsweise des Urdarms und der Leibeshöhle bieten eine so sinnfällige Parallele, dass es mich überrascht, wenn dieselben Beobachter, welche gläubig die Lehre vom Schizocöl und Enterocöl, von Mesenchym und Mesoblast nachbeten, doch vor den weiteren Consequenzen Halt machen und die Homologie der Urdarmhöhlungen ohne Rücksicht auf die Genese anerkennen. Freilich — wenn schon die an die Genese der Leibeshöhle anknüpfenden systematischen Bestrebungen Schiffbruch litten, so möchten die von der differenten Entstehung der Darmhöhle ausgehenden zu vollendeten Carrikaturen herabsinken. Es wird noch lange dauern, bevor man sich zu der Auffassung bequemt, dass die Homologie der Keimblätter — wenn wir überhaupt von einer solchen reden wollen — nicht nach ihrer Genese, sondern nach ihren Lagebeziehungen zu bemessen ist.

Wenn indessen auch allmählich die Ueberzeugung sich Bahn bricht, dass lediglich die relativen Lagebeziehungen für Homologisirung der Keimblätter Ausschlag geben, so hält man doch um so zäher an der Auffassung fest, dass für Homologie der Organe ihre Entstehung aus den Keimblättern allein massgebend sei. Auf schwankem Boden wird ein schiefer Thurm errichtet: kein Wunder, wenn er im Laufe der Zeit einstürzt!

Als erstes Primitivorgan bildet sich eine Oeffnung, welche bei Cölenteraten zur Ein- und Ausführung der Nahrung dient, bei den höheren Stämmen nur zur Einfuhr Verwerthung findet. Wir bezeichnen sie als Mundöffnung und homologisiren die Mundöffnungen nicht nur innerhalb des Typus, sondern auch weiter über denselben hinausgreifend. Die Embryologen belehren uns freilich eines Besseren. Die Mundöffnung, so lautet die moderne Lehre, ist nicht einmal innerhalb des Typus als homolog zu erachten; denn hier geht der Gastrulamund in den definitiven über, dort schliesst er sich und der definitive Mund entsteht bald an derselben, bald an einer andern Stelle; hier entsteht der Vorderdarm durch ektodermale Einsenkung, dort ist er eine entodermale Bildung. Selbstverständlich wird die verschiedene Genese zum Ausgangspunkt für klassifikatorische Bestrebungen genommen und man gründet ganze Typen auf die Thatsache hin, dass hier der Gastrulamund in den definitiven übergeht, dort aber ein Verschluss stattfindet, welcher eine Neubildung im Gefolge hat. Das gewichtigste Argument für die Auflösung des Cölenteratentypus in die drei selbständigen Typen der Schwämme, Cnidarier und Ctenophoren wird gerade der differenten Genese der Mundöffnung entlehnt!

Es liegt in der Natur der Sache, dass die verschiedenen Beziehungen zur Aussenwelt Veranlassung zur Entstehung gewisser Organsysteme aus den äusseren resp. inneren Lagen geben. Wenn nicht nur die Haut, sondern auch der Orientirungsapparat einen ektodermalen Ursprung aufweisen, wenn die wichtigsten vegetativen Organsysteme aus dem Entoderm entstehen, wenn endlich die Muskulatur und das interorganologische Verkehrsmittel, nämlich der Gefässapparat, in dem Mesoderm wurzeln, so sind das Entwicklungsvorgänge, welche ohne Weiteres aus den Lagebeziehungen der Keimblätter zur Aussenwelt verständlich werden. Allein die Natur bindet sich nicht an ein Schema, welches wir in dieselbe hineintragen. Nicht nur bei der geschlechtlichen, sondern auch bei der ungeschlechtlichen Entwicklung treten auffällige Abweichungen von der Norm uns entgegen. Den Keimblättern sind weder histologische, noch auch

organogenetische Prädispositionen eigen. In manchen Fällen vermögen wir allerdings aus den veränderten Beziehungen der Lamellen zur Aussenwelt den abweichenden Bildungsmodus zu erfassen, in anderen jedoch liegen die Gründe für einen solchen nicht so offen zu Tage. Wenn z. B. die Knospen sich an dem Mutterthier nach aussen vorwölben, so erhalten die Schichten des Tochterindividuums dieselbe Bedeutung, wie diejenigen des Mutterthieres: mütterliches Ektoderm geht in das Ektoderm des Tochterindividuums über, und dasselbe Verhältniss gilt für das Entoderm der Mutter und Tochter. Anders aber, wenn — wie bei den Bryozoen — die Einstülpung nach innen gerichtet ist. Die Bedeutung der Schichten kehrt sich um: das Ektoderm des Mutterthieres bildet das Entoderm der Knospe und liefert den Mitteldarm nebst dem centralen Nervensystem. Nicht ohne Weiteres ist es indessen aus den Lagebeziehungen ersichtlich, weshalb bei *Rathkea* und *Lizzia* ein Abweichen von der Norm erfolgt und das Ektoderm nicht nur das Knospenektoderm, sondern gleichzeitig auch das gesammte Knospenentoderm liefert.

Man wird es sicherlich nur mit Freuden begrüssen, wenn der Embryologe gewissenhaft die Entstehung der Organsysteme aus den Keimblättern zu ermitteln versucht, aber man wird im Laufe der Zeit immer entschiedener Einspruch dagegen erheben, dass die Homogenie zum obersten Kriterium für die Homologie der Organe gestempelt wird. Wer so verfährt, der gestaltet die Vergleichende Anatomie zu einer recht subtilen Wissenschaft und stellt sie auf eine Basis, welche grundverschieden ist von jener, auf der die Begründer der vergleichenden Wissenschaft ihr glanzvolles Gebäude errichteten. Ihnen galten die relativen Lagebeziehungen der Organe zu den Hart- und Weichtheilen des Körpers als oberstes Kriterium für Herausfinden der Homologieen; erst späterhin erkannte man, dass die Entwicklungsgeschichte ein wichtiges Hilfsmittel für Erkenntniss der Homologieen abgibt. Die jüngere Generation verfährt anders: das Hilfsmittel wird zum Ausschlag gebenden Kriterium erhoben und die relativen Lagebeziehungen werden secundär gewürdigt — falls sie überhaupt einer Werthschätzung theilhaftig werden. Sogar in jenen Fällen, wo die Organe aus demselben Keimblatt ihre Entstehung nehmen, müssen histogenetische Vorgänge herhalten, um die auf Grund der Lagebeziehungen statuirte Homologie zu bestreiten. Man weigert sich, Knochenstücke zu homologisiren, weil sie hier secundär, dort primär verknöchern, ohne zu bedenken, dass zwischen beiden Bildungsmoden principielle Unterschiede nicht obwalten. Man glaubt einen tiefen Einblick gethan zu haben, wenn man die secundär entstandenen Belegknochen des Schädels als Reste des Hautknochensystems den primär entstandenen gegenüberstellt, und scheut sich doch andererseits wieder, eine derartige Betrachtungsweise auf die Wirbelsäule und das Extremitätenskelett consequent auszudehnen. Freilich würde in letzterem Fall die genannte Auffassung Schiffbruch erleiden: wir könnten die Wirbel der Knochenfische nicht jenen der höheren Vertebraten homologisiren, weil sie hier secundär, dort primär entstehen. Andererseits verfährt man auch wieder insofern inconsequent, als man die knorpelig angelegten Theile der Hand- und Fusswurzel bei Wasserthieren den primär verknöchernden Stücken der Landthiere homologisirt, obwohl die Histogenese in beiden Fällen eine verschiedene ist.

Gewiss repräsentirt die Entwicklungsgeschichte das wichtigste Hilfsmittel für Herausfinden der Homologieen — aber sie ist nur ein Hilfsmittel, dem in manchen Fällen die Paläontologie sich ebenbürtig zur Seite stellt. Denn sicherlich haben die paläontologischen Entdeckungen für die Erkenntniss der Homologieen des Extremitätenskelettes uns neuerdings mindestens dieselben Dienste geleistet wie die Ergebnisse der Ontogenie.

Wer sich auf den Boden der Descendenzlehre stellt, dem sollte endlich ein drittes Hilfsmittel, nämlich die biologische Betrachtungsweise in ihrer Anwendung auf die Umformung des Gleichartigen, mindestens ebenso am Herzen liegen wie die rein morphologisch-genetische. Man redet gern und viel von den Anpassungen, vermeidet aber — von allgemeinen Phrasen abgesehen — geflissentlich, derartige Momente in die vergleichende Forschung hereinzutragen.

Wenn — um an die obigen Betrachtungen anzuknüpfen — in einem trefflichen neueren Lehrbuche der Vergleichenden Anatomie geäussert wird: „Es gilt als Grundgesetz, dass die höhere oder niedrigere Stufe einer Thierform in umgekehrter Proportion steht zu der Masse des den Schädel des fertigen Individuums componirenden Knorpels,“ so lässt sich dieses „Grundgesetz“ auch auf die gesammten Skelettheile übertragen. Nun hat aber die vergleichende Betrachtung doch auch ein Interesse daran, zu erklären, auf welchem tieferen Grunde eine derartige Thatsache beruht. Der primordiale Knorpel besteht in grosser Ausdehnung bei Fischen und Amphibien — er schwindet fast plötzlich bis auf kleine Reste bei Reptilien und den höheren Wirbelthieren. Da kann es nicht überraschend sein, dass der Knorpel bei Wasserthieren mit den ungemein erleichterten Ansprüchen an die Ortsbewegung und den geringen Anforderungen an die Stützkraft des Skelettes in weiter Ausdehnung persistirt, während er bei den Landthieren in ausgedehntem Maasse durch Knochen verdrängt wird. Aus demselben Gesichtspunkte dürfte es auch erklärlich sein, wenn die secundäre Verknöcherung bei den niederen Wirbelthieren, die primäre hingegen bei den höheren überwiegt.

Die Zeiten, in denen man biologische Gesichtspunkte in die vergleichend anatomische Betrachtung hereintrug, sind freilich längst vorüber. Wir müssen um mehr als vierzig Jahre zurückgreifen, bis wir in der „Anatomisch-Physiologischen Uebersicht des Thierreichs“ von Bergmann und Leuckart auf Betrachtungen stossen, welche der jüngeren Generation fremd geworden sind. Inzwischen hat die Descendenzlehre ihren befruchtenden Einfluss auf die morphologischen Disciplinen ausgeübt, ohne dass freilich jene anziehende Seite der anatomischen Betrachtung, welche die Anpassungen an Lebensweise und Existenzbedingungen umfasst, sonderlich gefördert worden wäre. Wie fruchtbar sie sich für die vergleichend anatomische Betrachtung erweist, wie nur die genaueste Kenntniss der Biologie im Verein mit dem physiologischen Experimente uns eine vollkommene Einsicht in die Eigenart der anatomischen Struktur verschafft, will ich an der Hand des Baues der Facettenaugen von Tiefseecrustaceen in einem späteren Kapitel ausführlicher darlegen.

Litteraturverzeichniss.

Agassiz, A., Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology. No. II, North American Acalephae. Cambridge 1865.

Agassiz, L., Contributions to the Natural History of the United States. Vol. IV, 1862 Boston.

van Beneden, P. J., Recherches sur la faune littorale de Belgique. Polypes. Bruxelles 1866.

Böhm, R., Helgolander Leptomedusen, in: Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften. Bd. 12, 1878, p. 68—203, Taf. II—VII.

Braem, F., Ueber die Knospung bei mehrschichtigen Thieren, insbesondere bei Hydroiden. Biolog. Centralblatt, Bd. 14, 1894, p. 140—161.

Busch, W., Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seeth., m. 17 Taf. 1851 Berlin.

Chun, C., Coelenterata, Bronns Klassen und Ordnungen d. Thierreichs. Bd. 2, Abth. 2. 1889-1894.

Claparède, E., Beiträge zur Fauna der schottischen Küste, in: Zeitschrift f. wissensch. Zool., 1860, Bd. 10, p. 401, Taf. 32.

Davenport, C. B., Studies in Morphogenesis II Regeneration in Obelia and its Bearing on Differentiation in the Germ-Plasma. Anatom. Anzeiger, Bd. IX, No. 9, 1894.

Ehrenberg, C. G., Ueber die Akalephen des Rothen Meeres und den Organismus der Medusen der Ostsee (m. 8 Taf.), in: Abhandlungen d. Berlin. Akad., 1835, Phys. Kl., p. 181—260.

Eydoux et Souleyet, Voyage autour du monde sur la corvette „La Bonite", 1836 et 1837. Zoologie, 1852 Paris.

Fewkes, J. W., Studies of the Jelly-fishes of Narragansett Bay, in: Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge, 1881, Vol. VIII, No. 8, p. 141—182, Taf. 1—10.

Forbes, E., Monograph of the British naked-eyed Medusae, Ray Society, London, 1848.

Haeckel, E., Beschreibung neuer craspedoter Medusen aus dem Golfe von Nizza, in: Jen. Zeitschrift f. Naturw. Bd. 1, 1864, p. 325—342.

Haeckel, E., Das System der Medusen, mit 40 Taf. Jena, 1879.

Keferstein, W., Untersuchungen über niedere Seethiere, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 12, 1863, p. 1—147, Taf. I—XI.

Krohn, A., Beobachtungen über den Bau von Eleutheria, in: Archiv f. Naturgesch., Bd. 27, 1861, p. 165—168.

Lang, Albert, Ueber die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolypen. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 54, 1892, p. 365—385, Taf. 17.

Loeb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I, Heteromorphosis, Würzburg, 1891.

Metschnikoff, E. und L., Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren und Medusen (russisch), in Mittheilungen der Gesellschaft von Liebh. der Naturwissenschaften. Moskau 1871, Bd. VIII, p. 295—370, Taf. I—VI.

Metschnikoff, E., Embryologische Studien an Medusen. 1886, Wien. (a).

Metschnikoff, E., Medusologische Mittheilungen, in: Arbeiten Zoolog. Inst. Wien, Bd. 6, 1886, p. 237—265, Taf. I und II. (b).

Rathke, H., Beschreibung der Oceania Blumenbachii., Mém. Acad. St. Petersbg., Tom. II, 1835, p. 321—329, Taf. I.

Sars, M., Beskrivelser og Jagttagelser over nogle ved d. Bergenske Kyst levende Dyr. Bergen, 1835.

Sars, M., Fauna littoralis Norvegiae, Heft I, 1846, Christiania.

Schulze, F. E., Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii Lov. und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa, Less. Leipzig 1873, mit 3 Taf.

Seeliger, O., Ueber das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten, in: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 58, p. 152—188, Taf. VII—IX, 1894.

Steenstrup, J., Om Forplantning og Udvikling gjennem vexlende Generationsraekker. Kjöbenhavn 1842.

Weismann, A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, Jena, 1883, mit 24 Taf.

Weismann, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 1892.

Zweites Kapitel.

Auricularia nudibranchiata.

Mit Tafel III und IV.

Inhaltsverzeichniss.

II. Kapitel.

Auricularia nudibranchiata.

Auricularia nudibranchiata.

Während der Monate Januar bis März 1887 erschienen vereinzelt in dem pelagischen Auftriebe vor Orotava Holothurienlarven, welche bei vollendeter Durchsichtigkeit nicht nur wegen ihrer ungewöhnlichen Grösse, sondern auch wegen des ungemein verwickelten Verlaufes ihrer Wimperschnüre meine Aufmerksamkeit in hohem Maasse fesselten. Die zuerst (am 11. Januar) beobachteten Larven waren die kleinsten und jüngsten; allmählich nahmen sie während des Februars an Grösse zu, bis endlich das am 13. März erbeutete Prachtexemplar bei einer Länge von etwas über 6 Millimetern den Höhepunkt in der Entwicklung der von mir beobachteten Stadien abgab. Es dürfte die genannte Larve nicht nur die grösste bisher beschriebene Auricularia, sondern auch, wenn man die Ausbildung der inneren Organe (Darm, Ambulacralsystem) in Betracht zieht, die stattlichste aller beobachteten Echinodermenlarven repräsentiren. Da sie über und über mit zöttchenförmigen Auswüchsen bedeckt ist, auf welche die seitliche Wimperschnur in reizvollen Arabeskenwindungen übergreift, so gleicht sie auf den ersten Blick einer kleinen nudibranchiaten Schnecke. Ich habe deshalb für diese Auricularia, deren Zugehörigkeit zu dem Mutterthier einstweilen noch unbekannt ist, den provisorischen Namen *Auricularia nudibranchiata* in Vorschlag gebracht.

Da ich gerade zu jener Zeit, wo die fünf von mir beobachteten Larven erschienen, mit dem Studium der mir überreichlich zufliessenden Siphonophoren beschäftigt war, so conservirte ich die Larven mit Ueberosmiumsäure und Chromosmiumsäure. Die meisten waren denn auch so tadellos erhalten, dass ich mit dem Zeichnenprisma ein möglichst getreues Bild ihrer Organisation zu entwerfen vermochte, und ich brauche wohl kaum zu versichern, dass die Arabeskenwindungen der Wimperschnur, wie ich sie in Fig. 5 und 6 zur Darstellung bringe, Zug für Zug gewissenhaft dem Original nachgebildet sind. Wohl aber kann ich nicht verhehlen, dass eine Beobachtung des lebenden Organismus mir über die Art der Wimperung und über manches andere Detail einen befriedigenden Aufschluss gegeben hätte. Ich fühle diesen Mangel allzusehr, als dass ich mich noch weitläufiger über ihn auslassen möchte.

1. *Körperform und Verlauf der aboralen Wimperschnur.*

Die jüngsten beobachteten Larven maassen 3 mm und übertrafen somit an Grösse beträchtlich alle bisher bekannten Auricularien. Denn die Larve von *Holothuria tubulosa* erreicht nach Selenka (1883) eine Länge von 0,45 mm, während die von Joh. Müller (1848) entdeckte Auricularia mit Kugeln 0,9 mm und endlich die Synaptalarve nach J. Müller (1848) und Baur (1864, II, p. 20) 0,8 mm, nach Semon (1888, p. 203) sogar 1,7 mm misst. Alle die zuletzt

erwähnten Larven sind zudem relativ breit, insofern der Längsdurchmesser sich zu dem Breitendurchmesser wie 1 : 0.6 resp. 1 : 0.7 verhält, während bei *Auricularia nudibranchiata* das Verhältniss zwischen Länge und Breite sich höchstens wie 1 : 0.5 gestaltet. Was die Bezeichnungsweise der Körperregionen anbelangt, so wende ich im Allgemeinen die längst eingebürgerten (auch von Ludwig in seiner Bearbeitung der Echinodermen für Bronns Klassen und Ordnungen befolgten) Termini an. Wir unterscheiden demgemäss bei unserer Larve die durch Mund und After charakterisirte Bauchseite von der nur wenig stärker gewölbten Rückenseite mit ihrem Rückenporus. Die Seitentheile werden fast ganz durch die Gallertzöttchen mit ihren Arabeskenwindungen der Wimperschnur eingenommen. Von der Seite gesehen ist die vordere oder orale Hälfte des Körpers etwas breiter als die hintere oder aborale, während umgekehrt bei der Bauch- resp. Rücken. ansicht das hintere Ende ein wenig breiter erscheint als das Vorderende.

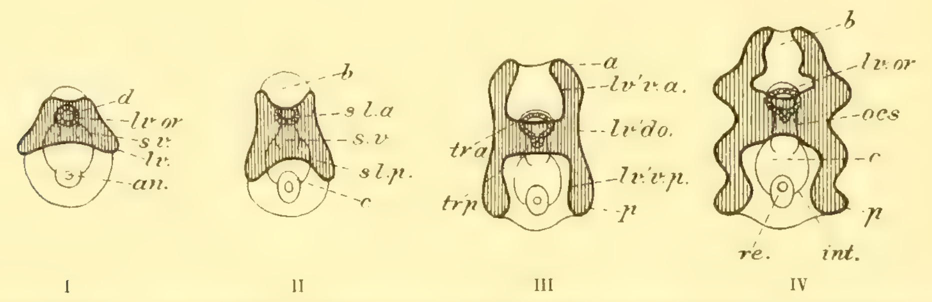


Fig. 1. Schematische Darstellung der allmählichen Ausbildung der ausseren Gestalt der *Auricularia*-Larve; die Ventralseite ist dem Beschauer zugekehrt. Mundfeld und Seitenfelder sind schraffirt; die Wimperschnur ist durch eine dicke schwarze Linie angedeutet. Die Abschnitte des Darmes (Vorder-, Mittel-, Enddarm) sind in ihren Umrissen angedeutet.

s. v. Mundfeld. *s. l. a.* vorderer, *s. l. p.* hinterer Theil des rechten Seitenfeldes. *b* Stirnfeld. *c* Afterfeld. *d* Eingang in die Mundbucht. *an.* After. *lv.* Wimperschnur; *lv' do.* dorsaler Longitudinaltheil der Wimperschnur; *a* vordere Umbiegung des Longitudinaltheiles der Wimperschnur; *p* hintere Umbiegung des Longitudinaltheiles (= Ohrzipfel oder Aurikel); *lv' v. a* vorderer ventraler Longitudinaltheil; *lv'. v. p* hinterer ventraler Longitudinaltheil; *tr. a* vorderer Transversaltheil; *tr. p.* hinterer Transversaltheil. *lv. or.* die adorale Wimperschnur (punktirt). *oes.* Vorderdarm. *int* Mitteldarm. *re.* Enddarm.

Für den charakteristischen Habitus der Larve sind nun zwei Momente ausschlaggebend: einerseits nämlich das Auftreten zahlreicher seitlicher Gallertzöttchen, andererseits die Umbildung der sogenannten Mund- und Seitenfelder zu tiefen Rinnen. Da dieses Verhalten nicht unvermittelt dasteht, sondern auch bei den bisher bekannten Auricularien in primitiver Form angedeutet ist, so knüpfe ich an den beistehenden Holzschnitt 1 an, welcher nach Ludwig (1891, p. 265) schematisch die allmählige Ausbildung der äusseren Gestalt versinnlicht.

Bekanntlich verlieren die jüngsten Larven ihre allseitige Bewimperung bis auf eine bilateral angeordnete Wimperschnur, welche continuirlich eine auf der Ventralseite der Larve im Umkreis des Mundes entstehende Mundbucht umsäumt (I). Die Mundbucht wird nun dadurch in ein quer verlaufendes Mundfeld und in zwei längs verstreichende Seitenfelder zerlegt, dass von vorn und hinten die Gallertsubstanz in Gestalt eines Stirnfeldes und Afterfeldes vordrängt (II). Mund- und Seitenfelder bilden auf späteren Stadien eine fast H-förmige Figur, deren Querstab dem Mundfeld, dessen Längsstäbe den Seitenfeldern entsprechen (III). Indem endlich die Ränder der Seitenfelder sich ausbuchten, wird die definitive Gestalt der bisher bekannten Auricularien (IV) vorbereitet. Insofern Mund- und Seitenfelder aus einer Bucht ihre Entstehung nehmen, liegt es auf der Hand, dass sie flache Rinnen auf der Bauchseite und an den Seitentheilen des Körpers bilden.

Denkt man sich nun diese Rinnen vertieft und gleichzeitig ihre Aussenränder stark genähert, so resultirt das für die Canarischen Larven charakteristische Verhalten. In dem beifolgenden schematischen Querschnitt (Holzschn. 2), welcher etwa in der Höhe der Ausmündung des Rückenporus durch eine jüngere Larve construirt ist, habe ich die Umbildung der Mund- und Seitenfelder zu tiefen Rinnen anzudeuten versucht. Dazu kommt, dass die Ausbuchtungen der Seitenfelder, wie sie bei den kleinen Auricularien angelegt werden, nicht nur weit zahlreicher auftreten, sondern auch ihrerseits, sich wiederum vielfach faltend, zur Bildung zöttchenförmiger Auswüchse Veranlassung geben. Da nun die aborale Wimperschnur als Saumband am Rinnenrande auf die Zöttchen übergreift, so markirt sie scharf die bereits an den jüngeren Larven ungemein complicirte Gestaltung des Systems der Seitenrinnen.

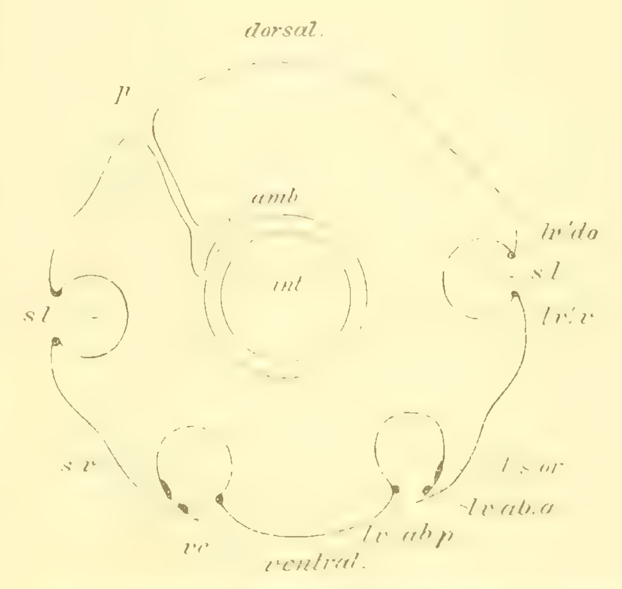


Fig. 2. Schematischer Querschnitt in der Höhe des Rückenporus durch eine jüngere Larve.
int Darm. *p* Rückenporus. *amb* Ambulacralanlage. *s.l.* Seitenfeld. *s.v.* Mund- oder Bauchfeld. *ve* Mundsegel. *lv'.do.* Dorsaler Longitudinaltheil der aboralen Wimperschnur. *lv'.v.* Ventraler Longitudinaltheil. *lv. ab. a.* Vorderer Ventraltheil, *lv. ab. p.* Hinterer Ventraltheil der aboralen Wimperschnur. *l.s.or.* Schenkel der oralen Wimperschnur in dem Bauchfeld.

Es sei daher gestattet, den Verlauf der aboralen Wimperschnur an der Hand der Abbildungen auf Tafel III etwas genauer zu verfolgen. Bei den jüngeren Larven (Fig. 2) verstreicht das Mundfeld — abweichend von dem Verhalten der sonstigen Auricularien — in fast parabolischem Schwung zu den Seitenfeldern, und demgemäss beschreiben die zugehörigen Abschnitte der Wimperschnur (sie seien als vorderer und hinterer Ventraltheil bezeichnet) parabolische Curven, deren Convexität nach vorn gewendet ist. Der hintere Ventraltheil der Wimperschnur umsäumt bogenförmig den hinteren, der vordere Ventraltheil den vorderen Mundrand; wie die Seitenansicht ergibt (Taf. III, Fig. 1, Tafel IV, Fig. 1), so überschneidet in der Mundbucht der vordere Wimperbogen den hinteren.

An dem Uebergang der Seitenfelder in das Mundfeld, dessen Contour sich hinter den Wimperbögen deutlich gegen die Gallerte abhebt (Taf. III, Fig. 2 s. v.), divergiren die Schenkel der ventralen Wimperbögen, insofern ungefähr in der Mitte der Larve die vorderen ventralen Wimperbögen in den vorderen ventralen Longitudinaltheil der Wimperschnur umbiegen, während die hinteren Ventralbögen noch eine ziemliche Strecke weit nach hinten verlaufen, bevor sie in den entsprechenden hinteren Longitudinaltheil übergehen. Vorderer wie hinterer ventraler Longitudinaltheil der Wimperschnur verlaufen unter arabeskenförmigen Windungen zu dem Vorder- resp. Hinterende der Larve, um hier in die entsprechenden Dorsaltheile der Wimperschnur umzubiegen. Wenn nun schon der ventrale Longitudinaltheil der Wimperschnur durch seine Neigung zur Bildung von Seitenbuchten auffällt, welche auf entsprechende zöttchenförmige Erhebungen der Gallerte übergreifen, so gilt dies Verhalten in fast noch höherem Grade für den Dorsaltheil. Schon die jüngsten Larven zeigen ein so complicirtes Windungssystem der Longitudinaltheile der Wimperschnur, wie es für die übrigen Auricularien

auch nicht annähernd beobachtet wurde. Dieses Verhalten steigert sich bei älteren Larven, um endlich bei den ältesten Stadien (Taf. III, Fig. 5 und 6) geradezu in das Bizarre getrieben zu werden. Die seitlichen Buchten der Wimperschnur junger Larven bilden gewissermassen Hauptäste, von denen dann unter vielfach wiederholter Buchtung Seitenäste getrieben werden, welche das wundervolle Arabeskensystem der grossen *Auricularia nudibranchiata* zusammensetzen. Dementsprechend bilden sich auch die zöttchenförmigen Erhebungen der Gallerte, welche dem longitudinalen Windungssystem als Unterlage dienen, complicirter aus, insofern sie sich vielfach dichotom zu förmlichen Kiemenbäumchen verzweigen.

Es würde nun zu weit führen, wenn ich den ungemein complicirten Verlauf der longitudinalen Wimperschnur, wie er bei der Seitenansicht der grossen Larven (Fig. 5) hervortritt, im Detail schildern wollte. Ich verweise daher auf die möglichst gewissenhaft mit dem Zeichnenprisma entworfene Abbildung, welche lehrt, dass wir es mit Gruppen von Hauptästen zu thun haben, von welchen die seitlichen Verzweigungen ausgehen.

Es fällt nicht schwer, diese Hauptäste auf die einfacher gestalteten Ausbuchtungen jüngerer Larven zurückzuführen. Vergleicht man nämlich die seitlichen Ansichten der letzteren (Fig. 1 und 3), so constatirt man etwa 10 stärkere Buchten der lateralen Wimperschnur, welche auf ebensoviele Zöttchen übergreifen. Sie sind in den Figuren mit I bis X bezeichnet, und zwar repräsentiren die Anfangs- und Endglieder der Reihe (nämlich I und X) die vordersten resp. hintersten Umbiegungen der dorsalen Schnur in die ventrale. Man constatirt weiterhin, dass den dorsalen Zöttchen ventrale entsprechen; nur sind die ventralen im Allgemeinen nicht so kräftig entwickelt wie die dorsalen. Am reichsten entfaltet treten uns die mittleren, mit V und VII bezeichneten Windungssysteme entgegen. Nur das mit VI numerirte dorsale Windungssystem hat keinen Gegenpart in einem ventralen: die nach hinten von ihm abgehende Partie der Wimperschnur hilft die Uebergangsstelle zwischen Mund- und Seitenfeldern verengern. Vergleicht man nun mit den relativ einfachen Anlagen der in Fig. 1 und 3 abgebildeten Larven die entsprechend numerirten Arabeskensysteme der in Fig. 5 dargestellten ältesten Larve, so constatirt man, dass sie im Grunde genommen sich auf die Ausbuchtungen der jüngeren Larven zurückführen lassen. Allerdings treten zwischen den stärkeren Hauptästen mit ihrer üppigen Entfaltung von Seitenguirlanden noch zahlreiche schwächere Hauptäste auf, wie man solche übrigens auch schon an jungen Larven angedeutet vorfindet.

Die rinnenförmigen Seitenfelder, deren verengter Aussenrand von der Wimperschnur umsäumt wird, schneiden tief gegen die Gallerte ein, wie dies auf den dorsalen resp. ventralen Ansichten der Larven (Fig. 2, 4 und 6) ersichtlich ist. Ihre seitlichen Aussackungen entsprechen in Zahl und Form genau den Hauptästen der Windungsarabesken. Bei stärkeren Vergrösserungen lassen sich demgemäss im Umkreis der Wimperschnüre stets die tieferliegenden Contouren der Rinnen bis gegen die terminalen Endästchen der Wimperschnurwindungen verfolgen.

Auf die Bedeutung, welche das complicirte System der zu Rinnen mit bewimperten Rändern umgemodelten Mund- und Seitenfelder für den Haushalt der Larven hat, soll nach Darstellung des oralen Wimpersaumes spezieller eingegangen werden.

2. *Ektoderm und Nervensystem.*

Wenn ich des Ektoderms der Auricularien gedenke, so geschieht dies wesentlich mit Rücksicht auf die Anschauungen eines neueren Beobachters. Semon (1888, p. 188) ist nämlich

der Ansicht, das das Larvenektoderm zu Grunde gehe, indem in den stark abgeplatteten Zellen die Kerne schwinden. Unter dem degenerirten Ektoderm soll sich ein neues Plattenepithel bilden, das seine Herkunft den Mesodermzellen verdanke und eine Art von einschichtiger Cutis repräsentire. Auf späteren Stadien, nämlich bei dem Uebergang der tonnenförmigen Larve mit Wimperreifen in die junge *Synapta*, findet nur eine Regeneration des Ektoderms von Seiten der Wimperepithelzellen statt, insofern diese sich über die ganze Körperoberfläche zerstreuen und ihre Wimpern verlieren (l. c. p. 218).

Was die zuletzt genannten Angaben anbelangt, so vermag ich kein auf eigener Anschauung gegründetes Urtheil abzugeben. Indessen kann ich nicht verhehlen, dass die schon von Ludwig (1891, p. 278) gegen Semon's Darstellung geäusserten Bedenken mir durchaus gerechtfertigt erscheinen. Wohl aber muss ich mit Entschiedenheit bestreiten, dass das larvale Ektoderm einer Degeneration anheimfällt. Nicht nur bei zahlreichen, mit Ueberosmiumsäure conservirten Larven der *Synapta*, welche ich in früheren Jahren in Neapel sammelte, lässt sich mit aller wünschenswerthen Klarheit das ektodermale Plattenepithel nachweisen, sondern auch bei den weit grösseren Auricularien von Orotava (selbst bei den in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen, in Fig. 5 und 6 dargestellten Larven) ist ein solches stets wohl ausgebildet. Die polyedrischen Zellgrenzen sind bei den letzteren sowohl, wie bei den mir vorliegenden *Synapta*-Larven von 0,8—1,2 mm Grösse scharf nachweisbar, und die scheibenförmigen Kerne mit ihrem bei Osmiumbehandlung häufig unregelmässig gebuchteten Rande heben sich scharf inmitten der Zellen von dem Plasma ab. Im Mittel messen die Zellen bei *Synapta*-Larven 0,04—0,05 mm, ihre Kerne 0,01 mm. Unter ihnen trifft man hie und da die charakteristischen, verästelten Bindegewebezellen der Gallerte und die später noch zu erwähnenden Bildungszellen der Kalkkörper; über ihnen ist eine degenerirte Zellenlage, welche nur noch ihre Contouren erkennen lässt, nicht nachweisbar. Ich sehe nun thatsächlich keinen Grund ein, weshalb man dieses typische Plattenepithel nicht als das larvale Ektoderm auffassen will, sondern die sehr unwahrscheinliche Supposition macht, dass es mesodermaler Herkunft sei. Der einzige Beweis, welchen Semon für diese Annahme vorbringt, ist wenig stichhaltig. Er findet nämlich bei Goldbehandlung polyedrische Zellgrenzen und unter ihnen abgeplattete Kerne, welche nicht zu den Zellcontouren passen. Dass diese Kerne den verästeten Bindegewebezellen und Bildnerinnen der Kalkkörper angehören, ist sehr wahrscheinlich; dass aber Bindegewebezellen sich zu einem einschichtigen Plattenepithel anordnen, ist in keiner Hinsicht entwicklungsgeschichtlich von Semon erwiesen worden. So lange dieser Nachweis nicht erbracht wird, sondern lediglich durch die Annahme: „man kann sich vorstellen, dass schon die Larve eine äusserst dünne Epidermis und eine einschichtige Cutis besitzt“ ersetzt wird, bleibe ich bei der naheliegenden Auffassung, dass das einschichtige Plattenepithel die Ektodermlage der Larve repräsentirt.

Das bilaterale Nervensystem der Auricularien, wie es zuerst von Joh. Müller (1849) bemerkt und späterhin von Metschnikoff (1884, p. 46) als solches erkannt wurde, ist auch bei der *Auricularia nudibranchiata* nachzuweisen. Es ist jederseits an dem Uebergang der Mundfelder in die Seitenfelder in Gestalt eines hufeisenförmig gekrümmten Bandes von Ektodermzellen ausgebildet (n). Die Streifen setzen sich aus zwei in stumpfem Winkel aneinander stossenden Schenkeln zusammen; ihre hufeisenförmige Krümmung wird durch die Umbildung der Mund- und Seitenfelder zu Hohlrinnen bedingt. Ueber die feinere Struktur des Nervensystems vermag ich keine Angaben zu machen, weil ich bald zur Erkenntniss kam, dass die *Auricularia nudibranchiata*

wegen der relativ versteckten Lage der Streifen sich zur Untersuchung weit weniger eignet, als die *Synapta*-Larven. Zudem dürfte eine feinere Kenntniss des histologischen Baues weniger durch die Schnittmethode (welche Semon anwendete), denn durch Maceration der Elemente zu erzielen sein. Ich mochte indessen das kostbare Material weder zu Schnitten noch zur Maceration verwerthen. Ich will mich deshalb auch nicht in Betrachtungen über die Frage ergehen, ob das larvale Nervensystem ein Organsystem sui generis abgibt, oder ob es den Nervenring des ausgebildeten Thieres liefert. Seitdem die Beispiele sich mehren, dass den Larven niederer Wirbellosen ein Nervensystem zukommt, welches durch eine spätere Neubildung substituirt wird, dürfte die erstere Annahme um so mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen, als Seeliger durch seine sorgfältige Untersuchung der *Comatula*-Entwicklung (1893, p. 343) zur Ueberzeugung gelangt ist, dass der Nervenring sich unabhängig vom larvalen Nervensystem anlege. Zudem hat auch bei den Auricularien Metschnikoff (1884, p. 46) einen direkten Zusammenhang zwischen larvalem und definitivem Nervensystem in Abrede gestellt (wenigstens soweit die Nervenfasern in Betracht kommen), während er allerdings von Semon (1888, p. 205) angenommen wird.

3. *Die Mundbucht und die orale Wimperschnur.*

Die Mundbucht oder „Mundkuppel“, wie sie Semon (1891, p. 21) nannte, ist bei *Auricularia nudibranchiata* ziemlich complicirt gestaltet. Wenn wir zunächst als Mundrand im engeren Sinne jenen Abschnitt des Mundfeldes bezeichnen, welcher von dem vorderen und hinteren Ventraltheil der aboralen Wimperschnur in nach vorn convexem Bogen umsäumt wird, so ergibt die Seitenansicht jüngerer Larven (Taf. III, Fig. 1 und 3, Taf. IV, Fig. 1), dass die Körpergallerte nach Art von Lippen den Mundrand überdacht. Wir können demgemäss das vordere Gallertdach als Oberlippe (Taf. IV, Fig. 1, la. su), das hintere als Unterlippe (la. inf.) bezeichnen. Die Oberlippe zieht sich weiterhin in seitliche Gallertsäume aus, welche als Mundsegel (*velum*, Taf. III, Fig. 1 u. 3 ve) gegen den Rand des vorderen ventralen Wimpersaums verstreichen und dadurch nicht nur zur Ueberdachung der Mundöffnung, sondern auch des vorderen Abschnittes der Mundrinne beitragen. An dem schematischen Querschnitt durch die Vorderregion des Larvenkörpers (Holzschnitt 2) habe ich diese bisher bei keiner Auricularie beobachteten Mundsegel angedeutet.

Der Uebergang der Mundrinne in den Vorderdarm wird weiterhin durch eine Furche markirt, welche hinter der Unterlippe parallel zu der Bogenkrümmung des hinteren Ventralabschnittes der Wimperschnur verstreicht (Taf. IV, Fig. 1, o'). Sie ist ziemlich tief bei jüngeren Larven, flacher hingegen bei älteren.

Die grössten Larven verhalten sich bezüglich der Gestaltung der Mundbucht nur insofern verschieden von den jüngeren, als die Oberlippe viel tiefer über die Mundspalte sich herabsenkt (Taf. IV, Fig. 2).

Ein wesentliches Verdienst um die Morphologie der Auricularien hat sich Semon dadurch erworben, dass er auf das Vorkommen einer von der aboralen Wimperschnur unabhängigen „adoralen Wimperschnur“ hinwies, welche speziell den Mundeingang umsäumt. Wie Ludwig indessen bemerkt (1891, p. 266), so sind Theile der oralen Wimperschnur (ich gebrauche den kürzeren Ausdruck „oral“, weil er schon hinreichend den Gegensatz zu „aboral“ andeutet) bereits von Joh. Müller (1850) und späterhin von Metschnikoff (1869) und Selenka (1883) gesehen worden. Immerhin hat Semon den Sachverhalt zuerst richtig erkannt und zudem den Versuch unternommen, die orale Wimperschnur mit ähnlichen Bildungen bei den Larven der

Ophiuriden und Echiniden zu homologisiren. Allerdings griff er anfänglich insofern fehl, als er (1888, p. 185) die das präorale Feld bei Asteridenlarven umsäumende Schnur der Oralschnur von Auricularien homologisirte. Späterhin (1891, p. 18) überzeugte er sich, dass den Seesternlarven ein Auricularienstadium zukommt, insofern die Präoralschnur erst secundär den Verband mit der postoralen Schnur aufgibt. Dagegen zeigt die orale Schnur bei den Pluteuslarven der Ophiuriden und Echiniden, sowie bei den Bipinnarien Verhältnisse, welche fast vollkommen mit jenen der Auricularien übereinstimmen.

Die orale Wimperschnur der in so vieler Hinsicht eigenartig gestalteten *Auricularia nudibranchiata* fügt sich zwar in ihrem Verlaufe dem allgemein giltigen Schema, zeigt aber doch manche für unsere Larve typische Eigenthümlichkeiten. Sie ist breiter als die aborale Schnur und schwärzt sich bei Osmiumbehandlung nicht so intensiv wie die letztere. Sie umsäumt gemeinschaftlich mit dem vorderen Ventralabschnitt der aboralen Schnur bogenförmig den vorderen Theil der Mundbucht und entsendet dorsalwärts zwei Ausläufer, welche in weitem Bogen auf die Ventralfläche des Vorderdarms convergirend übertreten und fast bis zum Beginn des Mitteldarms reichen (Taf. III, Fig. 1, 3, 4, Taf. IV, Fig. 1, 2 l. oes). Da sie gegen das Lumen des Vorderdarms vorspringen, so bedingen sie, wie Joh. Müller bereits bemerkte, das hasenschartenähnliche Aussehen desselben (Taf. I, Fig. 2, oes.). Diese Schenkel enden blind, ohne sich zu einer Schleife im Grunde des Vorderdarms zu vereinigen. Dazu gesellen sich nun noch als besondere Auszeichnung für unsere *Auricularia nudibranchiata* zwei enorm lang ausgezogene Seitenschenkel, welche nach hinten in das rinnenförmige Mundfeld übertreten und den vorderen Ventraltheil der aboralen Wimperschnur bis zum Uebergang in die Seitenfelder begleiten (Taf. III, Fig. 1, 3, Taf. IV, Fig. 1 u. 2 l. s.).

Wie die Abbildungen auf Taf. III und Taf. IV vielleicht besser als Worte demonstriren, so imponirt die orale Wimperschnur durch ihre unter den Echinodermenlarven einzig dastehende mächtige Entfaltung. Dass sie für den Haushalt des Thieres eine jedenfalls wichtige Rolle spielt, soll in den späteren Erörterungen noch auseinandergesetzt werden. Da uns hier zunächst nur ihr morphologisches Verhalten interessirt, so sei noch auf einen Differenzpunkt von der Darstellung Semon's hingewiesen. Nach seinen Angaben vereinigen sich nämlich die beiden in den Vorderdarm eintretenden Schenkel zu einer Schleife; die ganze orale Wimperschnur würde demgemäss ein in sich geschlossenes Band repräsentiren. Da ich indessen bei *Auricularia nudibranchiata* stets die Schenkel isolirt und nicht schleifenförmig in einander übergehend fand, so prüfte ich genauer ihr Verhalten bei *Synapta*-Larven. Ich fand denn auch bei günstiger Lage der Larven die Schenkel unvereinigt und glaube um so mehr, dass dies Verhalten ein allgemeines ist, als Semon in seiner zweiten Publikation (1891; ohne freilich im Text darauf hinzuweisen) die Schenkel bei einem von ihm auf Taf. II, Fig. 3 abgebildeten Echinidenpluteus unvereinigt darstellt. Semon bezeichnet (1891, p. 19) weiterhin die zwischen den Schenkeln der oralen Wimperschlinge gelegene nicht wimpernde Partie des Mundeingangs als Unterlippe; ich halte diese Bezeichnung für etwas zu vag und habe daher die Benennung Unterlippe in anderem Sinne oben angewendet.

4. *Die physiologische Bedeutung der oralen und aboralen Wimperschnüre.*

Die ungewöhnlich üppige Entfaltung der oralen und aboralen Wimperschnüre legt die Frage nahe, welche Bedeutung dieselben für den Haushalt der Larve besitzen. Auf den ersten Blick möchte man es für eine müssige Speculation erklären, Erörterungen über den physiologi-

schen Werth von Einrichtungen anzustellen, deren Bedeutung für die Lokomotion der Larven derart auf der Hand liegt, dass es nicht überraschen könne, wenn eine ungewöhnliche Grösse auch eine entsprechend reiche Entfaltung des lokomotorischen Apparates mitbedinge. Gewiss werden wir mit Recht die überraschende Ausbildung des Arabeskensystems der Wimperschnüre auf Rechnung der gesteigerten Ansprüche an die Lokomotion setzen dürfen. Allein es wäre verfehlt, hierin den einzigen Grund für die eigenartige Entfaltung des Wimperapparates zu erblicken. Wenn Larven ungewöhnliche Grössendimensionen annehmen und wenn dadurch die Körperoberfläche in ein ungünstiges Verhältniss zu dem Volumen gesetzt wird, so kann bei langsam beweglichen Thieren durch eine entsprechend reiche Flächenentfaltung der Oberfläche das Missverhältniss ausgeglichen werden. Unter jenen Funktionen, welche bei Echinodermenlarven sich in erster Linie an die äussere Oberfläche anknüpfen, steht die Respiration im Vordergrund. Dass Respiration und Lokomotion oft untrennbar mit einander verbunden sind, ist eine in der Thierreihe so allgemein bekannte und verbreitete Thatsache, dass es trivial erscheinen möchte, sie durch Beispiele zu belegen. Wenn nun bei Larven, welche das mittlere Maass der Grössenentfaltung weit überbieten, durch einen Wald von Zöttchen, auf welche die zahllosen Arabesken der Wimperschnüre übergreifen, dem gesteigerten respiratorischen Bedürfniss eine entsprechend reich gegliederte Oberflächenentwicklung entspricht, so darf ich wohl mit Recht die Zöttchen als kleine Kiemenbäumchen in Anspruch nehmen. Die Bezeichnung *Auricularia nudibranchiata* soll demgemäss nicht nur an die äussere Aehnlichkeit mit opisthobranchiaten Nacktschnecken anknüpfen, sondern auch zugleich die funktionelle Bedeutung der einen lebhaften Wasserwechsel bedingenden wimpernden Zöttchen andeuten.

Doch nicht nur die Ansprüche an Lokomotion und Respiration, sondern auch das mit zunehmender Grösse gesteigerte Nahrungsbedürfniss kann die Ausbildung der Wimperschnüre beeinflusst haben. Ich bedaure lebhaft, diese Vermuthung nicht auf den Versuch am lebenden Thier stützen zu können, möchte sie indessen nicht unterdrücken. Die Seitenfelder mit ihren zahlreichen Aesten sind zu Hohlrinnen umgebildet, deren Rand von der Wimperschnur umsäumt wird. Würde man nun erweisen können, dass bei unseren Larven, welche durch die Thätigkeit der Flimmercilien ihr Nahrung herbeistrudeln, die Flimmerung gegen die Mundrinnen gerichtet ist, so wäre es nicht unwahrscheinlich, dass kleine Nahrungspartikel an der gesammten Oberfläche der Seitenfelder in die Rinnen eingestrudelt werden. An dem Eingang in die Mundrinnen, wo die von vorn und hinten anlangenden Partikel sich sammeln, wird nun die Thätigkeit der aboralen Wimperschnur auf das Wirksamste durch die eigenartige Ausbildung der oralen Wimperschnur unterstützt. Die beiden längs der Mundwinkel verstreichenden Schenkel der letzteren erzeugen sicher eine lebhafte, gegen die Mundöffnung gerichtete Flimmerung, welche dann in gleichem Sinne durch die tief in den Vorderdarm einragenden Schenkel ergänzt wird. Die Bedeutung der oralen Wimperschnur für den Nahrungserwerb liegt übrigens so klar auf der Hand, dass sie auch bereits von Semon (1888, p. 194) nachdrücklich betont wurde.

5. *Der Darmtraktus.*

Der Darmtraktus stimmt in seiner Ausbildung durchaus mit dem für alle Echinodermenlarven bekannten Verhalten überein und weist nur an seinem Endabschnitt eigenthümliche Verhältnisse auf. Er gliedert sich bekanntlich in einen Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der Vorder-

darm (oes), an dem namentlich die Ringmuskeln deutlich hervortreten, verläuft in weitem Bogen zur Körpermitte, um hier durch eine scharf abgesetzte Striktur in den Mitteldarm überzugehen. Dieser, der eigentliche Magen (int.), ist entsprechend der Grösse und Länge der Larven sackförmig gestaltet und weit länger als breit. Bei den auf Taf. III, Fig. 5 und 6 dargestellten Auricularien erreicht er die für Echinodermenlarven ungewöhnliche Länge von drei Millimetern. Bei den conservirten Exemplaren ist er in der Mitte sanft eingeschnürt und an beiden Enden etwas ausgebaucht. Die Striktur zwischen Mittel- und Enddarm ist bei jüngeren Larven fast ebenso scharf ausgebildet wie diejenige zwischen Vorder- und Mitteldarm; bei älteren (Taf. III, Fig. 5) ist sie hingegen weiter. Der Enddarm (re) zeichnet sich durch einen mächtigen Blindsack (coec.) aus, welcher an Weite dem Mitteldarm nicht nachsteht. Er kann über einen Millimeter lang werden, verläuft gerade nach vorn gestreckt und liegt der Ventralfläche des Mitteldarmes dicht an. Der Enddarm setzt sich nicht scharf von seinem Blindsack ab und mündet durch den relativ engen After (a) etwa auf der Grenze des unteren Drittels des Afterfeldes ventral aus.

Wie die hier gegebene Darstellung vom Bau des Darmrohres lehrt, so zeichnet sich *Auricularia nudibranchiata* durch ein Organsystem aus, welches weder bei den Auricularien, noch bei den tonnenförmigen Puppenstadien der Holothurienlarven beobachtet wurde. Es ist dies der mächtig entwickelte, ventral gelegene und von dem Vorderabschnitt des Enddarmes abgehende Blindsack. Die Frage liegt nahe, welchem Organsystem derselbe den Ursprung verleihen möchte, vorausgesetzt (und für diese Annahme liegt keine Veranlassung vor), dass er im Laufe der Metamorphose nicht schwindet. Meiner Ansicht nach kann nur ein Organsystem der Holothurien in Betracht kommen, nämlich die Kiemenbäume (Wasserlungen). Ueber ihre Entstehung fehlen allerdings fast vollständig genauere Angaben; nur Danielssen und Koren (1856, Sars, Fauna lit. Norv.) berichten von den zu *Holothuria tremula* bezogenen Larven, dass ihre Kiemenbäume als zwei Hohlschläuche am Enddarm auftreten. Da nun die beiden Kiemenbäume sich meist zu einem gemeinschaftlichen, am Vorderrand der Cloake entspringenden Stamm vereinigen (Ludwig [1889, p. 167] ist geradezu der Ansicht, dass die getrennte Einmündung beider Kiemenbäume einen jüngeren abgeleiteten Zustand darstellt und dass ursprünglich die ganze Kieme von einer einzigen unpaaren Aussackung des Enddarmes ihre Entstehung nahm), so dürfte es immerhin wahrscheinlich sein, dass wir in dem Blindsack die Anlage des Kiemenstammes vor uns haben. Wer indessen mit Rücksicht auf die Angabe von Daniellsen und Koren erwarten würde, dass ein so mächtiger Blindsack gegabelt sein müsse, wenn er die Anlage der Kiemenbäume abgäbe, der sei auf die Beobachtungen von Théel (1882, p. 132) über den Bau der merkwürdigen Elpidiiden verwiesen. Théel berichtet von einem für diese Familie charakteristischen Blinddarm, welcher, vom Vorderrande des Enddarmes entspringend und sich nach links wendend, als geräumiger Sack bis zur Körpermitte reicht.

Wenn nun unsere Ansicht das Richtige getroffen hat, so ist es immerhin auffällig, dass im Gegensatz zu den bisher bekannten Jugendstadien von Holothurien die Anlage der Kiemenbäume resp. des Blindsackes in ein so frühes Stadium verlegt erscheint. Allein das sind Eigenthümlichkeiten, welche auch an einem anderen Organsystem der *Auricularia nudibranchiata*, wie gleich dargelegt werden soll, wiederkehren.

6. *Leibeshöhle und Ambulacralsystem.*

Bei den jüngsten Larven hat sich das linksseitig gelegene Hydro-Enterocöl, d. h. die gemeinsame Anlage von Leibeshöhle und Ambulacralsystem, bereits in zwei Säckchen gespalten. Das Enterocöl (Taf. III, Fig. 2, Taf. IV, Fig. 1, ent) liegt links neben dem Mitteldarm als ein feines, dünnwandiges Säckchen, dessen Lumen auf einen engen Spalt reducirt ist. Später verlängert sich dasselbe nach hinten, indem es gleichzeitig dorsalwärts das Hinterende des Mitteldarmes umgreift (Taf. III, Fig. 3, 4). Bei den grossen Larven (Taf. III, Fig. 6, Taf. IV, Fig. 2 ent.) hat sich das nach rechts übergreifende Hinterende des Enterocöls abgeschnürt und ist zu einem ansehnlichen Sack ausgewachsen. Auch das linke Enterocöl hat sich beträchtlich nach vorn und zwar etwas weiter als das linke ausgedehnt. Beide Anlagen besitzen auch jetzt noch ungemein dünne Wandungen, welche indessen etwas auseinanderweichen und dadurch das Lumen der Leibeshöhle deutlicher erkennen lassen.

Die Bildung der linken und rechten Leibeshöhlenanlage stimmt bei *Auricularia nudibranchiata* durchaus mit den von Metschnikoff (1869) und Selenka (1876) bei den Auricularien der *Synapta digitata*, *Holothuria tubulosa* und *Cucumaria Planci* bekannt gewordenen Bildungsvorgängen überein. Insofern beobachtet man allerdings ein eigenthümliches Verhalten, als sich die Abschnürung des rechten Cölomsackes (in Anbetracht der Grösse jüngerer Larven) verzögert. Später erhalten allerdings die beiden Säcke eine Ausdehnung, wie sie bei den bisher bekannten Auricularien noch nicht zur Beobachtung gelangte.

Das Ambulacralsystem (Wassergefässsystem) ist bei den jüngeren Larven weit einfacher gestaltet, als man nach Analogie mit den übrigen auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden Auricularien vermuthen dürfte. Es besteht aus einem in drei stumpfe Zipfel auslaufenden Säckchen, welches einen langen und ziemlich weiten primären Steinkanal entsendet (Taf. III, Fig. 1, Taf. IV, Fig. 1, amb.). Derselbe mündet in der Höhe des Vorderabschnittes des Mitteldarms auf der Dorsalfläche vermittelst des Rückenporus (p) aus. Das Säckchen liegt ebenfalls linksseitig der Dorsalfläche des Mitteldarmes an und entsendet schräg nach hinten einen feinen, am Ende etwas anschwellenden Ausläufer in der Richtung nach dem Leibeshöhlenbläschen (Taf. IV, Fig. 1, y). Vielleicht deutet dieser späterhin schwindende Fortsatz den Weg an, auf dem die Trennung des gemeinschaftlichen Enterocöls in zwei Bläschen erfolgte. Auf einem etwas späteren Stadium erscheint der eben erwähnte Ausläufer rückgebildet, während der vordere Zipfel des Ambulacralsäckchens sich zu einem breiten und kurzen, der hintere dagegen zu einem schmäleren und langen Kanal ausgezogen hat (Taf. III, Fig. 3, Taf. IV, Fig. 4, y und amb.). Wie die Dorsalansicht der Larve (Taf. III, Fig. 4) lehrt, so zieht der hintere Kanal schräg über die Dorsalfläche des Mitteldarmes hin.

Bei den grossen Larven (Taf. III, Fig. 5 und 6, Taf. IV, Fig. 5 und 6) weist das Ambulacralsystem eine Configuration auf, welche ohne Analogon unter den bisher bekannten Echinodermenlarven dasteht. Rückenporus und primärer Steinkanal haben ihre linksseitige Lagerung beibehalten, während die vor der inneren Mündung des Steinkanales gelegene Aussackung sich zu einem weiten Gefäss ausgezogen hat, welches an seinem Vorderende zu einem unregelmässig gebuchteten Bläschen anschwillt (Taf. IV, Fig. 5 und 6 amb.). Das letztere zeigt deutlich die Neigung, den Vorderabschnitt des Mitteldarmes auf der linken Seite zu umgreifen. Ausserdem bemerkt man noch eine kurze rechtsseitige Aussackung (c') an jener Stelle des vorderen Kanals, wo er sanft eingeknickt ist.

Der hintere Kanal der jüngeren Larven hat eine mächtige Entfaltung genommen, insofern er zu einem breiten, durchaus dorsal gelagerten Gefäss ausgewachsen ist, welches gemeinsam mit dem vorderen Kanal eine langgezogene S-förmige Krümmung beschreibt. Er erstreckt sich nach hinten bis in die Höhe des Blinddarmes und gibt sowohl nach rechts wie nach links schräg nach vorn resp. nach hinten gerichtete Seitenäste ab. Es lassen sich deren vier: zwei rechte (Taf. IV, Fig. 5 und 6, c^2, c^3) und zwei linke (c^4, c^5) nachweisen; ausserdem treten hinten noch zwei rechtsseitige kurze Divertikel (x, x^1; wahrscheinlich die Anlagen weiterer Seitengefässe) auf.

Die Gesammtanlage des Ambulacralsystems der grossen Larven überrascht nicht nur durch ihre mächtige Entfaltung, sondern auch durch ihre einzig dastehende Ausbildung. Ich glaube nicht, dass einer jener Forscher, welche sich speziell mit der Entwicklung der Holothurien beschäftigten, im Stande sein möchte, ohne Kenntniss der späteren Umwandlungen die vorliegende Anlage mit dem definitiven Verhalten in Einklang zu bringen. Bekanntlich hat schon Joh. Müller darauf hingewiesen, dass bei den Holothurienlarven das Ambulacralsäckchen sich frühzeitig hufeisenförmig krümmt und den Vorderdarm umgreift. Es entsendet an seiner convexen Aussenseite fünf „Blinddärmchen“, welche sich zu den Fühlerkanälen entwickeln, während fünf kleinere, mit ihnen alternirende Aussackungen sich zu den Radiärkanälen ausziehen. Indem noch eine Poli'sche Blase als elfte Aussackung sich hinzugesellt und die hufeisenförmige Anlage zu dem Ambulacralring sich schliesst, wird das definitive Verhalten vorbereitet. Die späteren Beobachter haben im Allgemeinen die gewissenhaften Beobachtungen des Altmeisters bestätigt, obwohl sie im Detail manche Abweichungen von dem bisher als typisch betrachteten Verhalten bekannt machten. So berichten Kowalewsky (1867) und Selenka (1876, p. 171), dass in manchen Fällen drei Fühlerkanäle früher angelegt werden als die übrigen, während Ludwig (1891, p. 5 [183]) bei den Larven der *Cucumaria Planci* eine Entstehung der Fühlerkanäle aus den jungen Radialkanälen nachwies. Sie knospen hier in asymmetrischer, aber durchaus gesetzmässiger Weise aus den Radiärgefässen.

Mögen nun die Fühlerkanäle Beziehungen zu den Radiärgefässen aufweisen oder mögen sie unabhängig von ihnen ihre Entstehung nehmen, so haben wir es doch immer mit einer Anlage zu thun, an deren convexem Aussenrand einseitig die Kanäle angelegt werden. Ganz anders bei unseren Larven: eine hufeisenförmige Krümmung fehlt, und aus dem durchaus dorsal gelegenen Hauptkanal knospen zweizeilig die Nebenäste. Wollte man nun annehmen, dass der langgestreckte Kanal die Anlage des Ambulacralringes abgebe, indem er sich später derart hufeisenförmig krümmt, dass das Hinterende (Taf. III, Fig. 5, c^6) mit dem links neben dem Mitteldarm gelegenen Vorderende (amb.) verschmilzt, so könnte man in den rechts (schräg nach vorn) abgehenden Seitenästen die Anlagen der Fühlerkanäle und in den links (schräg nach hinten) gerichteten Seitenästen die jungen Radiärkanäle erblicken. Ob eine derartige Deutung zutrifft, können erst die Umbildungen im Puppenstadium (und das müssen prächtige Stadien sein!) lehren. Ich halte es einstweilen für aussichtslos, die einzelnen Aeste der Ambulacralanlage auf definitive Bildungen zu beziehen und verzichte daher auf die Erörterung anderer möglicher Deutungen. Die Schwierigkeit der Deutung führt uns drastisch vor Augen, wie mangelhaft unsere Kenntnisse der Larven im Vergleich mit der Ueberfülle der bekannt gewordenen Arten sind und welch' überraschende Ergebnisse wir von der weiteren Forschung erwarten dürfen.

7. *Die Bildung der Auricularienrädchen.*[1])

Tafel IV.

Unsere Kenntnisse über die erste Anlage der Skelettheile bei Echinodermen im Allgemeinen und bei den Auricularien im Speziellen sind noch durchaus lückenhaft. Nachdem schon Joh. Müller (4. Abh., 1851, p. 41) darauf hingewiesen hatte, dass die Kalkkörper der Auricularien von Zellen abgeschieden werden, stellten die späteren Beobachter, so Kowalewsky (1867) und Metschnikoff (1869, p. 24) fest, dass die Bildungszellen für die Kalkkörper des Ambulacralringes und des Madreporenköpfchens mesodermaler Herkunft sind und sich von den Mesenchymzellen des Gallertkernes ableiten lassen. Für die Kalkkörper der Holothurienhaut behauptete allerdings späterhin Selenka (1876, p. 169) einen ektodermalen Ursprung, ohne indessen diese Ansicht durch eine histologische Analyse genauer zu begründen. Wenn sie auch neuerdings wieder durch Hérouard (1889, p. 551) aufgenommen wurde, insofern er einen Theil der Kalkkörper von *Cucumaria Planci* in einkernigen hexagonalen Zellen der Epidermis entstehen lässt, so glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass Selenka an seiner früheren Ansicht nicht mehr festhält. In einer späteren Publikation wird nämlich von Selenka (1880, p. 46) die Bildung der Kalkkörper bei Larven von Echiniden durchaus auf Rechnung eines Theiles der Mesodermzellen gesetzt. Er spricht sich über diesen Punkt folgendermassen aus: „Man kann deutlich wahrnehmen, wie innerhalb zweier lateral-symmetrisch gelagerter Zellen zuerst ein Kalkkörnchen sich ablagert, wie jedes zu einem regelmässigen Dreistrahler auswächst und wie die skelettogene Zelle sich dann auf einen Strahl zurückzieht, um unter steter Ablagerung von Kalksalzen (und organischer Axensubstanz) an der weiterwachsenden Spitze sich fortzuschieben. Neue Mesodermzellen lagern sich an und bewirken das Wachsthum der anderen beiden Strahlen, wieder andere erzeugen die Seitenäste.“

Einen weiteren Fortschritt unserer Kenntnisse über die ersten Anlagen der Skelettheile bahnen die Untersuchungen von Semon (1887, p. 290) an. Semon weist an Seeigellarven (*Strongylocentrotus lividus*) nach, dass der Bildung des Dreistrahlers ein kleiner Tetraeder vorausgeht, welcher innerhalb einer skelettogenen Zelle gelegen ist. Die Grundform für die Kalkgebilde ist demnach eine vierachsige, und erst secundär wird dieselbe dadurch in eine dreiachsige übergeführt, dass um den Tetraeder ein Dreistrahler abgeschieden wird. Der Dreistrahler mit dem central gelegenen, später undeutlich werdenden Tetraeder tritt nun, von einer homogenen Schicht umhüllt, aus dem Zellenleibe aus. Wahrscheinlich geht die Bildungszelle nicht in den homogenen Mantel auf, sondern sie betheiligt sich gemeinsam mit anderen um den Dreistrahler sich sammelnden Zellen an dem weiteren Aufbau des Skelettheiles.

Die Beobachtungen von Semon haben neuerdings in einer sorgfältigen Untersuchung von Théel über die Entwicklung von *Echinocyamus pusillus* (1892, p. 36—38) insofern eine Bestätigung erfahren, als ebenfalls ein Tetraeder beobachtet wurde, welcher den Ausgangspunkt für die Bildung der Kalkskelettheile abgibt. Im Einzelnen lauten allerdings die Angaben von Théel etwas abweichend. Die kalkbildenden Zellen zeigen ein feinkörniges Endoplasma, welches

[1]) Einen Auszug aus meinen früheren Beobachtungen habe ich im Zoologischen Anzeiger (1892, No. 408) veröffentlicht. Die hier mitgetheilten erneuten Untersuchungen haben mich zu einigen von den früheren abweichenden Resultaten geführt.

ein oder mehrere Kalkgranula einschliesst, und ein klares Ektoplasma, welches amöboide Bewegungen ausführt. Der Tetraeder tritt nun niemals im Endoplasma auf, sondern stets in dem klaren Ektoplasma, und zwar erscheint er erst, wenn mindestens drei skelettogene Zellen sich zu einem Häufchen versammelt haben. Das klare Ektoplasma der genannten Zellen verschmilzt zu einer hellen, organischen Grundsubstanz, innerhalb deren der Tetraeder offenbar dadurch entsteht, dass die Kalkgranula des Endoplasmas gelöst werden und die Baustoffe für den Tetraeder liefen. Später wird der Tetraeder in einen Dreistrahler übergeführt, an dessen Vergrösserung sich das Ektoplasma weiterer Zellen betheiligt.

Die Angaben des neuesten Untersuchers, nämlich Seeliger's (1893, p. 228), über die Entstehung der Skelettheile bei Crinoiden lauten sehr vorsichtig, da offenbar die Larven von *Antedon* bei ihrer Undurchsichtigkeit wenig günstige Objekte abgeben. Seeliger fand als erste Anlage eines Subbasale ein winziges Kalkkörperchen, das in einem hellen, von mehreren Mesenchymzellen umgebenen Raume lag. Er vermuthet, dass es von einer dieser Zellen nach Art einer cuticularen Secretion ausgeschieden wurde. Offenbar haben wir es hier mit einem späteren Stadium zu thun, das sich sowohl im Sinne Théel's wie Semon's deuten lässt.

Semon ist nun geneigt, in dem zu einem Drei- resp. Vierstrahler auswachsenden Tetraeder überhaupt den Ausgangspunkt für sämmtliche Skelettheile der Echinodermen zu erblicken. Es würde diese Auffassung dann auch den Rückschluss gestatten, dass die einzelnen Kalkbildungen das Produkt einer grösseren Zahl von Mesodermzellen repräsentiren. Der Tetraeder ist indessen als Vorläufer der Skelettstücke bisher lediglich bei Echinidenlarven nachgewiesen worden. Wenn wir nun auch nicht in Abrede stellen wollen, dass er sich bei anderen Echinodermenklassen wird auffinden lassen, so kann doch andererseits nicht nachdrücklich genug betont werden, dass kein Forscher — auch Semon nicht — trotz aufmerksamen Suchens die Hautskelettstücke der Holothurien, die Rädchen der Auricularien und die Anker nebst Ankerplatten der Synaptiden auf einen tetraedrischen Ausgangspunkt zurückzuführen vermochte. Nicht einmal ein Drei- resp. Vierstrahler gibt die erste Anlage der Auricularienrädchen resp. Synaptidenanker ab, während allerdings für die Kalkkörper der Dendrochiroten durch Hérouard (1887, p. 875) eine X-förmige Anlage nachgewiesen wurde. So ist denn Semon der Ansicht, dass hier das ursprüngliche Verhalten verwischt wurde und dass das Auftreten eines sechsstrahligen Sternes, wie er die Grundlage für viele Kalkrädchen abgibt, eine Abkürzung des ursprünglichen Verhaltens bedeute.

Es ist ein eigen Ding um die Diskussion phylogenetischer Auffassungen auf einem Gebiete wo die positiven Angaben noch so spärlich fliessen. Ich will mich deshalb damit begnügen, auf die Thatsache hinzuweisen, dass die Auricularien offenbar primitive Larvenformen repräsentiren, insofern der *Bipinnaria* der Seesterne ein Auricularienstadium vorausgeht (vergl. p. 61). Wir können daher mit demselben Rechte, mit dem Semon die tetraedrisch beginnenden Skelettheile als primitive betrachtet, auch die charakteristischen Auricularienrädchen als ursprüngliche Gebilde in Anspruch nehmen. Rädchen geben auch zudem nach der Entdeckung von Joh. Müller (1848, 1. Abth., Taf. VI, Fig. 9—12), welche durch Ludwig für die Asteriden, durch Semon (1887, p. 297) für die Ophiuriden und durch Théel für die Echiniden bestätigt wurde, die Basis für den Aufbau der Stacheln ab. Immerhin ist es mir fraglich, ob wir die Basalrädchen der Stacheln ohne Weiteres den Auricularienrädchen in der Weise homologisiren dürfen, wie dies neuerdings von Dreyer (1882, p. 305) geschehen ist — freilich nicht, ohne dass eine Supposition auf die andere gepfropft wurde. Denn die Basalrädchen der Stacheln nehmen im Gegen-

satz zu den Auricularienrädchen nach Ludwig's Angaben (1882, p. 67) aus einem Dreistrahler ihre Entstehung, dem nach Théel's Untersuchung (1892, p. 51) wiederum ein Tetraeder vorausgeht.

Wie aus dem hier gegebenen kurzen historischen Ueberblick ersichtlich ist, so gehen die Meinungen über die erste Anlage der Skelettstücke ziemlich auseinander. Nur in dem Punkte stimmen seit Joh. Müller alle Forscher überein, dass der spätere Aufbau der Skelettstücke durch eine grössere Zahl von Zellen bewerkstelligt wird. Weiterhin ist hervorzuheben, dass mit Ausnahme der nur mit Vorsicht aufzunehmenden Angaben von Hérouard positive Beobachtungen über den Antheil der Mesodermzellen an der Bildung des Hautskelettes der Holothurien fast völlig fehlen.

Ich will daher mit meinen Beobachtungen über die Bildung der Auricularienrädchen, trotzdem es mir nicht möglich war, sie an lebendem Material zu controliren, um so weniger zurückhalten, als sie einen Bildungsmodus zeigen, welcher so eigenartig verläuft, dass er sich in keiner Weise in das bisher bekannt gewordene Schema zwängen lässt.

Die Kalkrädchen treten bei unserer *Auricularia nudibranchiata* relativ spät auf. So wiesen die auf Taf. III in Fig. 3 und 4 dargestellten Larven nur wenige (etwa 12) Rädchen auf, welche theils über die Rückenfläche zerstreut waren, theils in den hinteren ohrförmigen Zipfeln lagen. Auf der Bauchseite war nur ein Rädchen hinter dem After wahrzunehmen. Ungewöhnlich reich an Zahl sind sie hingegen bei den grossen Larven (Fig. 6) sowohl über die gesammte Rückenfläche, wie auch über die Bauchfläche (wenn auch auf letzterer minder häufig) zerstreut. Namentlich aber häufen sie sich in den hinteren ohrförmigen Zipfeln so massenhaft an, dass diese Partieen am lebenden Thiere weisslich schimmern. Offenbar beschweren sie das Hinterende und bedingen sie dadurch die aufrechte Haltung, welche die grossen Larven bei dem Schwimmen einnehmen.

Zu jener Zeit, wo die ersten Kalkrädchen auftreten, beginnen die zelligen Elemente der Gallerte sich in skelettogene Zellen und in Bindegewebezellen zu sondern. Die letzteren sind bei den jüngeren Larven meist bipolar gestaltet, insofern das Zellplasma sich in zwei breitere Fortsätze auszieht, die ihrerseits wiederum feinere Gabeläste entsenden. Indessen treten auch unipolare und multipolare Bindegewebezellen ab und zu auf. Bei den grossen Exemplaren der *Auricularia nudibranchiata* überwiegen multipolare Zellen, und ausserdem ziehen sich die Ausläufer zu langen, homogenen Fasern aus, welche fast filzartig sich mit den Ausläufern in der Nähe liegender Zellen durchkreuzen (Taf. IV, Fig. 7).

Meist sind die verästelten Bindegewebezellen einkernig; ab und zu trifft man indessen sowohl bei den Synaptalarven wie bei den grossen Auricularien von Orotava zwei- und dreikernige Zellen an (Fig. 8^a und 8^b). Da ihr Zellenleib nicht grösser ist als jener der einkernigen Bindegewebezellen, so sind sie entschieden nicht aus einer Verschmelzung mehrerer Zellen entstanden. Ungewöhnlich grosse, mit einer ganzen Brut von 8—12 runden Kernen erfüllte Bindegewebezellen fand ich vereinzelt dicht unter dem Ektoderm der Larven von Orotava; die in Fig. 9 dargestellten Zellen (sie entstammen dem auf Taf. III, Fig. 3 und 4 abgebildeten Exemplar) mögen den Habitus derartiger Zellen versinnlichen. Die Kerne der Bindegewebezellen sind kugelig und messen 0,003—0,004 mm; sie sind fein granulirt und lassen keine distinkten Kernkörperchen erkennen.

Ausser den hier erwähnten Bindegewebezellen finden sich bei den Synaptalarven und bei den grossen Auricularien kuglige, der Protoplasmaausläufer entbehrende Zellen mit deutlicher

Membran. Bei ersteren treten sie in den beiden hinteren Aurikeln und ganz vereinzelt neben der aboralen Wimperschnur auf. Häufiger sind derartige kuglige Zellen bei den grossen Auricularien dicht unter dem Ektoderm, wie auch in der Nähe der Wimperschnur, und vor Allem längs des Steinkanales verbreitet. Sie messen durchschnittlich 0,01 mm und lassen sich nach ihrem Habitus in zwei Gruppen sondern. Einerseits fallen nämlich blasse Zellen auf, deren Kern mit umgebendem Plasma durch die Ausbildung einer grossen Vakuole an die Zellwand gedrängt wird. Man trifft sie bald einzeln, bald zu zwei bis vier aneinander gedrängt unter dem Ektoderm an (Fig. 10). Jüngere Stadien derselben (Fig. 10[a]) mit relativ kleiner Vakuole nimmt man häufig wahr.

Andererseits sind jene kugligen Zellen, welche wie Pilzsporen zerstreut dem Steinkanal anliegen, mit glänzenden Körnchen erfüllt, zwischen denen von dem mehr central gelegenen Kern die Plasmafäden netzartig zur Wandung ausstrahlen (Fig. 11). Wo die körnigen Einschlüsse, welche durch Säuren nicht gelöst werden, in geringerer Zahl auftreten, lassen sich die Plasmafäden in dem vakuolisirten Inhalt am schönsten wahrnehmen.

Ich glaube nicht fehl zu greifen, wenn ich die kugligen Zellen der Gallerte als skelettogene Zellen in Anspruch nehme, welche auf späteren Stadien die Kalkkörper der Haut und die im Umkreis des Steinkanals auftretenden Kalkgebilde aufbauen. In meiner früheren Mittheilung irrte ich indessen insofern, als ich sie auch für die Bildnerinnen der Auricularienrädchen erklärte. Eine erneute eingehende Untersuchung zeigte mir, dass ich zu dieser Annahme durch das eigenthümliche Verhalten der in Rede stehenden Zellen bei den Auricularien der Synapten verleitet wurde. Hier fallen in den beiden hinteren Aurikeln stark vakuolisirte Zellen leicht in das Auge, welche zwei bis drei wandständige Kerne aufweisen, von denen die Plasmastränge zwischen den polyedrisch sich aneinander pressenden hellen Vakuolen ausgehen (Fig. 12[c]). Die Kerne selbst können durch den Druck der Vakuolen in Mitleidenschaft gezogen werden und unregelmässige Formen annehmen. Neben den mehrkernigen Zellen trifft man einkernige, wie ich sie übrigens auch der Wimperschnur des Stirnfeldes anliegend bemerkte (Fig. 12[b]). Da sie öfter fast dieselbe Grösse wie die mehrkernigen erreichen, so möchte ich annehmen, dass die grössere Zahl von Kernen nicht durch eine Verschmelzung von mehreren Zellen bedingt wird. Nur einmal stiess ich neben den grossen, mehrkernigen Zellen auf zwei dicht aneinander liegende einkernige (Fig. 12[a]), welche der Auffassung Vorschub leisten könnten, als ob sie im Begriff wären, mit einander zu verschmelzen. Wenn mir nun auch spätere Stadien mit beginnender Kalkabscheidung nicht zu Gesicht kamen, so geht doch zur Evidenz aus der Lagerung dieser auffälligen Zellen hervor, dass sie die Bildnerinnen der Kalkkugeln sind. Wenn es noch einss Beweises bedürfte, dass sie nicht mit der Entwicklung der Rädchen in Beziehung stehen, so füge ich hinzu, dass ich späterhin auch noch neben den Bildungszellen der Kalkkugeln in jedem Aurikel die beiden ersten Anlagen der Kalkrädchen auffand.

Nach den Angaben der früheren Beobachter ist die Zahl der ausgebildeten Kalkkugeln ebenso schwankend wie diejenige der Rädchen; zudem sind dieselben meist asymmetrisch vertheilt, insofern die linke Seite, sowohl was das zeitliche Erscheinen, als auch die Zahl der Kalkgebilde anbelangt, bevorzugt wird. Ich kann in dieser Hinsicht die Angaben von Metschnikoff (1869, Taf. I) und Semon (1888, p. 198) nur bestätigen und speziell auch betonen, dass gelegentlich bei jüngeren Larven mehr Kalkkörper ausgebildet sind als bei älteren. Es dürfte weiterhin von Interesse sein, darauf hinzuweisen, dass in jedem Aurikel mindestens vier mehrkernige

Bildungszellen der Kalkkugeln gelegen sind und dass es mir gelang, neben denselben mindestens zwei Anlagen von Rädchen nachzuweisen. Die grossen Schwankungen in der Zahl der Kugeln und Rädchen sind also darauf zurückzuführen, dass mehr oder weniger Bildungszellen gleichzeitig den Verkalkungsprozess einleiten. Was speziell die soliden Kalkkugeln anbelangt, so zeigen dieselben eine radiäre Streifung und, peripher ansitzend, die abgerundeten Kerne der Bildungszelle.

Nachdem ich erkannt hatte, dass die kugligen ein- resp. mehrkernigen Zellen nicht die Bildnerinnen der Auricularienrädchen abgeben, wurde ich bald bei den grossen Larven von Orotava auf dicht unter dem Ektoderm gelegene Häufchen von kugligen Kernen aufmerksam. Sie sind nur von wenig Plasma umgeben, welches bisweilen noch kurze pseudopodienartige Ausläufer entsendet (Fig. 13[a], 13[b]), und gleichen in Grösse und Form so vollständig den Kernen der verästelten Bindegewebezellen, dass ich keinen Anstand nehme, direkte genetische Beziehungen zwischen beiden Elementen zu statuiren. Ich glaube auch weiterhin nicht im Unrecht zu sein, wenn ich die in Fig. 9 abgebildeten vielkernigen Bindegewebezellen als die direkten Vorläufer der Kernhäufchen betrachte. Wenn wir ferner in Betracht ziehen, dass mehrkernige Bindegewebezellen ab und zu in den tieferen Lagen der Gallerte verbreitet vorkommen, so würde die Auffassung nahe liegen, dass die oben erwähnten Kernhäufchen einer einzigen Zelle mit einer Brut von Kernen entsprechen. Die Treue meiner Schilderung nöthigt mich indessen, hinzuzufügen, dass ich auch manchmal den Eindruck hatte, als ob es sich um ein Häufchen von Bindegewebezellen handle, dessen Elemente zu einem gemeinsamen Sycuytium zusammenflossen. Für diese Auffassung könnte man zwei Momente geltend machen. Einerseits trifft man gelegentlich in direkter Nähe der Kernhäufchen Bindegewebezellen, welche den Anschein erwecken, als ob sie im Begriffe stünden, sich dem Häufchen zuzugesellen (Fig. 15), andererseits verhalten sich die Kerne auf den später zu schildernden Stadien, wo sie, mit wenig Plasma umgeben, auseinander rücken, so selbständig, dass man den Eindruck von isolirten Zellen erhält. Es ist mir peinlich, dass ich trotz der vielen Mühe, die ich auf Klärung dieser Verhältnisse verwendete, einen positiven Entscheid im einen oder anderen Sinne nicht zu geben vermag. Wo die späteren Bildungsvorgänge so eigenartig liegen, halte ich es für doppelt angezeigt, dass man sich nicht von vorgefassten Meinungen und Analogieschlüssen leiten lasse.

Bemerkt sei weiterhin, dass der dünne Mantel von Plasma, welcher die einzelnen Kerne des maulbeerförmigen Häufchens umgibt, keine Scheidung in ein Ekto- und Endoplasma erkennen lässt. Die Zahl der zu dem Häufchen vereinigten Kerne ist bei *Auricularia nudibranchiata* eine ziemlich grosse, insofern ich etwa 10 bis 18 Kerne zu zählen vermochte. Weit geringer ist ihre Zahl bei den Synaptalarven, wo häufig nur vier Kerne (Fig. 14) zu einem Häufchen zusammentreten; ihre Zahl kann indessen bis auf sechs oder sieben steigen.

Dass wir es in diesen Kernhäufchen mit den Anlagen der Aurikularienrädchen zu thun haben, geht klar aus ihrer weiteren Entwicklung hervor. Als erste Andeutung einer weiteren Differenzirung lässt sich ein von dem Kernhäufchen ausgeschiedener heller Sekretballen nachweisen (Fig. 14 se). Derselbe ist von einer Membran umgeben und nimmt frühzeitig eine mützenförmige Gestalt an. Wie das jüngste bei *Auricularia nudibranchiata* beobachtete Stadium (Fig. 15) lehrt, so liegen der Breitseite des Sekretballens die Mehrzahl der Kerne an, während auf dem Gipfel nur ein Kern, umgeben von einem Plasmamantel ruht. Ich habe indessen auch mehrere Stadien beobachtet, wo (und das scheint die Regel zu sein) die gesammten Kerne lediglich der Breitseite angelagert sind. Zur leichteren Orientirung sei die Breitseite des Sekret-

ballens auch als die Unterseite bezeichnet, insofern sie stets von der Aussenfläche der Larve abgewendet liegt. Der mützenförmige Sekretballen flacht sich rasch scheibenförmig ab und nimmt gleichzeitig durch Verbreiterung des Randes hutförmige Gestalt an. Von oben gesehen erscheint der Rand schwach wellig ausgebuchtet und bald treten den Ausbuchtungen entsprechend radiär angeordnete Zapfen auf (Fig. 16), welche sich rasch zu sternförmig vom Centrum ausstrahlenden Röhren ausziehen (Fig. 17 und 18). Die Entstehung dieser Röhren habe ich früherhin darauf zurückgeführt, dass innerhalb der äusseren Membran des Sekretballens eine neue wellenförmig gebuchtete Membran entstehe. Durch erneute Untersuchung bin ich indessen zu der entschieden richtigeren Auffassung gelangt, dass am scheibenförmigen Rande des Sekretballens eine partielle Verlöthung der oberen und unteren Wandung stattfindet (Fig. 22, rechte Seite). Die nicht verlötheten Partieen treten dann als radiär ausstrahlende Röhren uns entgegen. Ich möchte den Vorgang etwa der Bildung von Gefässen bei knospenden Medusen vergleichen, wo ebenfalls durch partielle Verlöthung zweier Schichten die interradialen, zwischen den nicht verlötheten Canälen gelegenen Partieen ihre Entstehung nehmen.

Die hutförmige Gestalt des Sekretballens mit seinen sternförmig angeordneten peripheren Röhren kommt auf späteren Stadien noch deutlicher dadurch zum Ausdruck, dass der Rand sich aufkrempelt (Fig. 19). Gleichzeitig beginnen die blinden peripheren Enden der röhrenförmigen Canäle sich gabelförmig zu verbreiten (Fig. 20) und gegenseitig zu einem kreisförmigen Randsinus zu verschmelzen. Es werden also secundär die auf dem vorhergehenden Stadium verlötheten äussersten Partieen der Hutkrempe wieder ausgeweitet.

Unverkennbar tritt nun die Form des späteren Kalkrädchens durch eine partielle Verlöthung der Membran des hutförmig ausgebreiteten Sekretballens vorbereitet uns entgegen: die centrale Partie mit dem unter ihr liegenden Kernhaufen entspricht der Narbe (mod.), die sternförmig angeordneten und im Bogen zur Peripherie ausstrahlenden Röhren vertreten die Speichen (rad.) und der periphere Ring repräsentirt den Umfang (die Felgen) des Kalkrädchens (rot). Betrachtet man die ganze Anlage im Profil (Fig. 21), so tritt auf späteren Stadien die hutförmige Gestalt klar hervor. — Die Oberseite des Hütchens ist convex gegen die Aussenfläche der Larve gewölbt und der ziemlich eben gestalteten Unterfläche sitzen wie Pilze die auseinanderrückenden Kerne mit ihrem Plasmamantel an. In dem Hutrande verlaufen bogenförmig (die concave Seite des Bogens ist nach aussen gekehrt) die röhrenförmigen Anlagen der Radspeichen. Je nachdem man auf die Mitte einer Speiche oder auf die zwischen zwei Speichen liegende Partie einstellt, erhält man entweder das Bild einer breiten gebogenen Röhre oder einer feinen zum Ringkanal verstreichenden Membran (Fig. 22, rechte Hälfte). Die letztere ist durch Verlöthung der oberen und unteren membranösen Wand des Hutrandes entstanden. In der etwas centripetal eingeschlagenen Hutkrempe verläuft der die Enden der Speichen verbindende Randsinus (rot).

Ferner darf darauf hingewiesen werden, dass von vornherein die Zahl der Speichen durch die Zahl der radiären Canäle bestimmt wird. Eine nachträgliche Einschaltung von Röhren findet nicht statt und wäre auch nicht möglich, ohne dass die radiäre Anordnung gestört wird. Bekanntlich schwankt die Zahl der Radspeichen an den Kalkrädchen und zwar bei den Synaptalarven innerhalb der Ziffern von 12—16, bei den Rädchen der *Auricularia nudibranchiata* von 13—18.

Man könnte nun auf die Vermutung kommen, dass die schwankende Zahl der Speichen durch die Anzahl der Kerne bedingt werde, welche der Unterseite der Radanlage ansitzen. Ich habe indessen eine Kongruenz niemals nachweisen können und wenn es noch eines speziellen Hin-

weises bedürfte, dass keine Beziehungen zwischen der Zahl der Kerne und jener der Speichen obwalten, so mache ich auf Fig. 23 aufmerksam, welche eine Radanlage der Synaptalarve darstellt. Hier kommen auf vier Zellen (denn füglich dürfen wir die mit Plasma umgebenen und auseinander rückenden Kerne als solche auffassen) 13 Radspeichen. Auch Fig. 24, welche eine Radanlage der grossen Canarischen Larve darstellt, zeigt das Kernhäufchen in 11 auseinander rückende Zellen zerfallen, während 14 Speichen angelegt sind.

Wir haben die Rädchenanlage bereits bis zur völligen Ausbildung der organisch vorgezeichneten Form verfolgt und es erübrigt nur noch des Verkalkungsprocesses zu gedenken. Ich kann mich in dieser Hinsicht um so kürzer fassen, als seit den Untersuchungen von Woodward & Barrett (1858, p. 366, Taf. 14, Fig. 27—31) alle späteren Beobachter bis auf Semon (1887, Taf. 10, Fig. 13; 1888, p. 198) und Ludwig (1892, p. 350) übereinstimmend berichten, dass zuerst der centrale Theil der Rädchen, nämlich die Nabe, verkalkt, dass diese späterhin durch Anlage der Speichen sternförmig wird, bis endlich durch T förmige Gabeläste der peripheren Speichenenden der Radkranz angelegt wird.

Diesen Angaben füge ich hinzu, dass die frühesten Stadien der Verkalkung, welche ich bei den Synaptalarven wahrnahm, ungefähr den in Fig. 18 dargestellten Rädchenanlagen entsprachen. Hier war die Nabe in Gestalt eines umgekehrten Napfes (die Concavität nach unten gekehrt) verkalkt; ihr Rand schneidet mit dem Anfang der Speichen ab und erscheint sanft wellig am Speichenansatz ausgebuchtet. Sobald der Rand der hutförmigen Rädchenanlage sich aufkrempelt und der Ringsinus angelegt wird, verkalken in centrifugaler Richtung die Speichen, indem sie in den vorgebildeten Röhren bis zum Randsinus vordringen. Während sie nun bei den Synaptalarven späterhin T förmige Gabelstücke ausbilden, welche mit den benachbarten zum Radkranz verschmelzen, so gestaltet sich bei den Rädchen der grossen Canarischen Larven die Verkalkung des Radumfanges etwas complicierter. Zwar verbreitern sich auch hier die Speichen zu T förmigen Platten, allein gleichzeitig treten oberhalb der letzteren selbständige Plattenstücke (Fig. 25 x) auf, welche die obere Hälfte des Radumfanges herstellen. Sie sind ursprünglich fast dreieckig gestaltet, breiten sich dann aus und verschmelzen mit den Gabelstücken. Wenn man vorsichtig die Rädchen entkalkt und rechtzeitig den Process unterbricht, so erhält man in rückläufigem Sinne diejenigen Stadien, welche bei der Entwicklung in fortschreitender Richtung durchlaufen werden. Nach einem solchen theilweise entkalkten Präparate ist die Fig. 25 entworfen. Wie endlich die Abbildungen der fertigen Rädchen (Fig. 26 und 27) lehren, so weist der Radumfang kleine Spalten auf als letzte Andeutungen jener Stellen, wo die Gabelstücke zwischen je zwei Speichen aufeinander trafen. Gleichzeitig lehren die Abbildungen, dass der Radumfang am Ansatz der Speichen knotenförmig verdickt ist.

So lange als nun die Nabe verkalkt, trifft man auf der Unterseite der Rädchenanlage das Kernhäufchen im Zusammenhang; späterhin, wenn die Speichen angelegt werden, trennen sich die Kerne und rücken sie von einem Plasmamantel umgeben centrifugal auseinander (Fig. 21, 22, 24, 26, 28). Ich möchte kaum Anstand nehmen, in diesem Vorgang einen Zerfall in einzelne einkernige Zellen zu erblicken und habe mir gerade auf Grund dieses Verhaltens öfter die Frage vorgelegt, ob nicht das Kernhäufchen aus dem Zusammenfluss einzelner Zellen entstanden sei, die, ebenso leicht wie sie sich zum Aufbau eines complicirten Skelettstückes zusammenschaaren, auch später wieder den lockeren Verband aufgeben. Ein sicherer Entscheid ist indessen, wie oben hervorgehoben wurde, schwer zu fällen, weil mehrkernige Bindegewebezellen, welche offen-

bar nicht aus der Verschmelzung einkerniger Elemente entstanden sind. hie und da in der Gallerte vorkommen. Eine Trennung der Elemente kann übrigens auch schon auf den frühesten Stadien eintreten, insofern, wie bei Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge bemerkt wurde, ein Kern gelegentlich auf die Oberseite der Rädchenanlage zu liegen kommt. Man trifft ihn hier auch noch auf den späteren Stadien (Fig. 19 ce') an.

Meist wandern die Zellen, in welche das Kernhäufchen sich auflöst, bis zum Ursprung der Speichen, wo sie oft überraschend regelmässig sich zwischen den einzelnen Speichen anordnen, indem gleichzeitig ihr Plasma strangförmig die hyaline Masse der Rädchenanlage durchsetzt und bis zur Nabe sich auszieht (Fig. 28). Andere Zellen rücken indessen weiter bis zur Mitte der Speichen und ganz vereinzelt sogar bis zum Radumfang vor.

Das centrifugale Auseinanderweichen der Kerne kann nicht überraschen, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Untersuchungen neuerer Forscher — und zwar sowohl der Botaniker, wie der Zoologen — klar lehren, dass der Kern die wichtigsten Lebensvorgänge der Zelle beherrscht. Wenn speziell darauf hingewiesen wird, dass die Bildung von Membranen und erstarrenden Sekreten unter thätiger Beeinflussung durch den Kern erfolgt, so dürfte es erklärlich sein, dass der centrifugal erfolgenden Verkalkung ein centrifugales Wandern der Kerne parallel läuft.

Noch auf ein weiteres eigenthümliches Verhalten, welches ich freilich nicht vollständig aufzuklären vermochte, bin ich an den Rädchen der *Auricularia nudibranchiata* aufmerksam geworden. Betrachtet man nämlich die fertigen Rädchen in Medien, welche keine allzu starke Aufhellung des Objektes bedingen, so gewahrt man in ihrem Umkreis eine eigenartige Zeichnung (Fig. 26). Concentrisch mit dem Radumfang verläuft eine feine Contour, von welcher alternirend mit den Radspeichen und an Länge ihnen fast gleichkommend sternförmig angeordnete Röhren (y) an die Peripherie des Rädchens herantreten, um sich hier meist flaschenförmig zu erweitern. Es ist mir leider nicht gelungen, diese Zeichnung in der Profillage mit wünschenswerter Klarheit zu sehen und so vermuthe ich nur, dass es sich um eine sekundär erfolgende Ausbreitung der organischen Rädchenanlage handelt, welche von der Unterseite des Radumfanges ausgeht und wiederum Verlöthungen ihrer oberen und unteren Wandungen einleitet. Ueber diesen Punkt (ebenso wie auch über den ersten Eintritt der Verkalkung) muss die Beobachtung am lebenden Objekt Aufschluss geben.

8. *Ueber Biokrystallisation.*

Das Resultat der hier wiedergegebenen Beobachtungen über die Entstehung der Aurikularienrädchen lässt sich dahin zusammenfassen, dass Zellen der Gallerte einen homogenen Sekretballen ausscheiden, welcher durch eine Membran von der Umgebung sich scharf abgrenzt. Durch eine complicirte Faltung dieser Membran wird die Form des späteren Kalkrädchens scharf vorgezeichnet und in dieses organisch vorgebildete Modell erfolgt wie in eine Matritze der Guss der Harttheile.

In einer trefflichen Publikation hat Ebner (1887) nachgewiesen, dass die Kalknadeln der Schwämme und die Skelettheile der Echinodermen doppelbrechend sind und dass ausserdem die beiden Schwingungsrichtungen durch die ganze Nadel hindurch wie in einem Krystall gleich gerichtet erscheinen. Jeder Skelettheil stellt gewissermassen ein Individuum eines einzigen Kalkspathkrystalles dar, das man sich künstlich aus einem Stücke Doppelspath herausgeschnitten

denken könnte. Weiterhin zeigt Ebner, dass die Skelettheile nicht aus reinem Kalkspath bestehen, sondern dass sie Mischkrystalle repräsentiren, denen kleinere Mengen von Natrium, Magnesium, Schwefelsäure und Wasser, niemals aber organische Bestandtheile beigemengt sind. Trotzdem nun die Skelettheile als Mischkrystalle aufzufassen sind, so fehlen ihnen doch Begrenzungen durch wahre Krystallflächen. Ihre äussere Form wird vielmehr durch die Thätigkeit des lebenden Organismus bedingt, durch einen Vorgang, welchen Haeckel zutreffend als „Biokrystallisation“ bezeichnete.

Ueber diese experimentellen Ergebnisse Ebners sind die späteren Beobachter nicht erheblich hinausgekommen. Wohl aber hat die spekulative Betrachtung sich ihrer angenommen und das Problem der Biokrystallisation einer mechanischen Erklärung zugänglich zu machen versucht. In seinen umfänglichen Studien über „die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen“ sucht Dreyer (1892) den Nachweis zu führen, dass die Skelette der Polycistinen, Spongien und Echinodermen nach dem Vierstrahlertypus gebaut sind. Aus dem unabhängigen Auftreten dieses Typus in verschiedenen Organismengruppen kommt er zu dem Schlusse, dass er nicht durch die spezifische Lebensthätigkeit der Organismen, sondern durch allgemein giltige elementare anorganische Bildungsfaktoren bedingt wird. Die Unabhängigkeit vom Materiale spricht dafür, dass seine Bildungsursachen in mechanischen Kräften der Aussenwelt zu suchen sind. Dreyer kommt also mit F. E. Schulze (Stammesgesch. d. Hexactinelliden 1887) darin überein, dass er eine biokrystallinische Gestaltung verwirft und äussere Faktoren als Bildungsursache der Nadelform in Anspruch nimmt. Er stimmt indessen den Anschauungen Schulze's nicht bei, weil dieselben unter Verwerthung des Selektionsprincipes die Nadeln als Anpassungsformen an den speziellen Bau der Spongien in Anspruch nehmen.

Als formende Ursache für den Vierstrahlertypus nimmt nun Dreyer die Gesetze der Blasenspannung in Anspruch. Da nämlich einerseits ein wabiger Bau des Protoplasma's in vielen Fällen nachgewiesen ist, da andererseits die Zellen selbst vom physikalischen Gesichtspunkte aus als Blasen zu betrachten sind, so gelten für die Aneinanderlagerung dieser Blasen die bekannten physikalischen Gesetze, wonach die Kanten und Wände des Zwischenwandsystems eines Blasengerüstes nach dem Vierstrahlertypus angeordnet sind.

Schon von Seiten der Botaniker (Berthold, Errera) war der Versuch unternommen worden, die Gesetze der Blasenspannung, „das Princip der kleinsten Flächen“, für die Aneinanderlagerung und Gestaltung der Zellenwände in Anspruch zu nehmen. Andererseits hat auch Schulze bereits den bemerkenswerthen Versuch gemacht, die Kugelmorphologie auf die Gestaltung der regulären Vierstrahler der Tetraxonier anzuwenden, indem er die Geisselkammern der Spongien als Hohlkugeln betrachtete, welche sich derart aneinanderlagern, dass zwischen je vier benachbarten und direkt aneinanderstossenden ein tetraedrisch gestalteter Zwischenraum bleibt. Soll dieses mit organischer Masse erfüllte Lückensystem eine Stütze durch Skelettheile erhalten, so wird den mechanischen Anforderungen am zweckmässigsten durch einen Vierstrahler entsprochen.

Man wird es gewiss nur mit Freuden begrüssen, dass der Versuch unternommen wird, die Gesetze der Mechanik für Erklärung der formalen Gestaltung der Harttheile im lebenden Organismus anzuwenden. Wenn — um ein nahe liegendes Beispiel anzuführen — durch die denkwürdigen Untersuchungen V. v. Meyer's gezeigt wird, dass die Anordnung der Spongiosabalken in den Knochen genau den mechanischen Anforderungen an die Stützkraft entspricht,

dass die Balken nach Frakturen eingeschmolzen und den veränderten Druckkräften entsprechend neu geformt werden, so registriren wir gern solche Darlegungen als werthvolle Errungenschaft. Anders liegen aber die Verhältnisse bei den Darlegungen Dreyer's. Es wird nur gezeigt, dass man die Entstehung eines Vierstrahlers sich auf die angegebene Weise versinnlichen kann, aber weder das Experiment, noch auch die Entwicklungsgeschichte werden herangezogen, um die Wirkung der Blasenspannung auf die Genese der Harttheile zu demonstriren. Was wir über die Entstehung des Tetraeders bei den Echinodermenskeletttheilen wissen, kann weder in bejahendem, noch auch verneinendem Sinne angezogen werden. Sicher scheint es nur zu sein, dass er innerhalb einer homogenenen Vakuole sich bildet: Niemand hat gesehen, dass Blasenwandungen die tetraedrische Grundform bedingen. Selbst wenn man den günstigsten Fall annehmen wollte, dass vier kuglige Zellen die Vakuole umlagern, so würde man es nur begreiflich finden, dass die Vakuole eine tetraedrische Form annimmt, nicht aber, dass der in ihr schwebende Krystall als Tetraeder angelegt wird. Denn die Druckkräfte vertheilen sich in Flüssigkeiten allseitig und es ist auf keine Weise abzusehen, dass sie gerade zur Entstehung von Tetraedern Veranlassung geben.

Noch viel weniger ist es Dreyer gelungen, den formalen Aufbau der Radiolarien-, Spongien- und Echinodermenskelette aus den Gesetzen der Statik und Mechanik zu erklären. Wenn nicht nur die Blasenspannung, sondern auch die Schwerkraft zur Erklärung herangezogen werden, so handelt es sich halt nur um Hypothesen, denen die experimentelle Grundlage fehlt. Der Verfasser gibt zu, dass er nur eine „vorläufige Skizzirung des Problems“, nicht aber eine mechanische Erklärung zu geben vermag. Ich muss nun gestehen, dass die Art und Weise, wie der Tetraeder resp. Vierstrahler in die bunte Fülle von Polycystinen-, Spongien- und Echinodermenskeletten hineindemonstrirt wird, vielfach etwas Gezwungenes an sich hat. Wenn wir an einen uns speziell interessirenden Fall anknüpfen, so wird Hypothese auf Hypothese gepfropft, um die Form der Auricularienrädchen auf das Schema zurückzuführen. Da wird aus einem Vierstrahler ein Dreistrahler, aus diesem ein Sechsstrahler und endlich ein Vielstrahler construirt, um der vorgefassten Meinung Genüge zu leisten. Geben wir doch lieber zu, dass wir einstweilen noch nicht im Stande sind, die Genese der Auricularienrädchen mit ihren bogenförmig verstreichenden Radspeichen nach mechanischen Gesichtspunkten zu verstehen und halten wir uns an den entwicklungsgeschichtlichen Befund, welcher eine Biokrystallisation uns anschaulich demonstrirt.

Anders verfahren freilich einige Entwicklungsmechaniker, welche gerade aus der Jenenser Schule hervorgingen. Die Idee, das Werdende allein aus mechanischen Gesichtspunkten begreifen zu können, gab ihnen Veranlassung, dem Darwinismus den schärfsten Absagebrief zu schreiben. Man hasst das historisch Gewordene, man fühlt sich als schöpferischen Mechaniker, welcher aus einem Tetraeder die Skelettformen, aus einem Klümpchen Eiweiss die organischen Gestalten nach chemisch-physikalischen Gesetzen hervorzaubert. „Durch gelegentliche Beobachtung des Blasengerüstes in einer Bierflasche sind wir gerade auf die Erklärung des Vierstrahlertypus gekommen.“ (Dreyer p. 352) — ich stelle den Neo-Darwinisten zur Vertiefung in ihre Ideen gern eine Flasche Champagner zur Verfügung!

Litteraturverzeichniss.

Baur, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. 3 Abhandl. in: Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Bd. 31, 1864, Taf. 1—8.

Chun, C., Die Bildung der Skelettheile bei Echinodermen, in: Zool. Anzeiger, 15. Jahrg., 1892, p. 470—471.

Daniellsen et Koren, Observations sur le développement des Holothuries, in: M. Sars, J. Koren et D. C. Daniellsen, Fauna litoralis Norvegiae. 2. Liefg., Bergen 1856.

Dreyer, E., Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien u. Echinodermen, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 26, 1892, p. 204—468, Taf. 15—29.

v. Ebner, V., Ueber den feineren Bau der Skelettheile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt, in: Sitzungsber. der Kais. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. 95, 1887, I. Abth., p. 55—148, Taf. I—IV.

Hérouard, E., Sur la formation des corpuscules calcaires chez les Holothuries, in: Compt. rend. Acad. Sc. Paris, Tom. 105. 1887, p. 875—876.

— Recherches sur les Holothuries des Cotes de France in: Arch. Zool. expériment. II Sér., Tom. VII. 1889. p. 535—704, Taf. 25—32.

Kowalewsky, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, in: Mém. Acad. Imp. St. Pétersbg. VII Sér., T. XI, No. 6, 1867, 1 Taf.

Ludwig, H., Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa Forbes in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37, 1882, p. 1—98. Taf. I—VIII.

— Die Echinodermen; Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs. Bd. 2, Abth. 3, Leipzig 1889—92.

— Zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, in: Sitzungsber. K. Pr. Akad. d. Wissensch., Berlin 1891, X, p. 179—192.

Metschnikoff, E., Studien über die Entwicklung der Echinodermen u. Nemertinen, in: Mém. Acad. Imp. St. Pétersbg., Tom. XIV, No. 8. Petersburg 1869 m. 12 Taf.

— Embryologische Mittheilungen über Echinodermen, in: Zool. Anzeiger, 7. Jahrg., 1884, p. 43—47.

Müller, Joh., Ueber die Larven u. Metamorphosen der Ophiuren und Seeigel (1. Abhandl.) in: Abh. K. Akad. d. Wissensch. Berlin a. d. J. 1846. Berlin 1848, p. 273—312, 7 Taf.

Müller, Joh., Ueber die Larven u. die Metamorphose d. Echinodermen (2. Abhandl.) in: Abh. Akad. d. Wiss. Berlin a. d. J. 1848. Berlin 1849, Phys. Kl. p. 75—109, 5 Taf.

— Ueber die Larven u. die Metamorphose der Holothurien u. Asterien (3. Abh.) in: Abh. Akad. d. Wiss. Berlin a. d. J. 1849. Berlin 1850, Phys. Kl. p. 35—72, 7 Taf.

— 4. Abh., Fortsetzung der Untersuchungen über die Metamorphose d. Echinodermen ibid. a. d. J. 1850. Berlin 1851, p. 37—86, 9 Taf.

Seeliger, O., Studien z. Entwicklungsgeschichte d. Crinoiden (Antedon rosacea), in: Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 6, Jena 1893, p. 161—444, Taf. 12—22.

Selenka, E., Zur Entwicklung d. Holothurien (Holothuria tubulosa u. Cucumaria doliolum), in: Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 27, 1876, p. 155 bis 178, Taf. 9—13.

— Die Keimblätter der Echinodermen. Studien über Entwicklungsgesch. d. Thiere. 2. Heft, Wiesbaden 1883.

— Keimblätter u. Organanlage der Echiniden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 33, 1880 p. 39—54. Taf. V—VII.

Semon, R., Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Bd. VII, 1886—1887, p. 272—300, Taf. 9 u. 10.

— Die Entwicklung der Synapta digitata und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen, in: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 22, 1888, p. 175—309, Taf. VI—XII.

— Zur Morphologie der bilateralen Wimperschnüre der Echinodermen ibid., Bd. 25, 1891, p. 16—25, Taf. II.

Théel, Hj., Report on the Holothurioidea Part I, in: Report Sc. Res. Voyage of H. M. S. Challenger Zool. Vol. IV (Part III), London 1882.

— On the development of Echinocyamus pusillus, in: Nova Acta Reg. Soc. Ups., Ser. III, 1892, p. 1 — 57, Taf. I—IX.

Woodward, S. P. and **Barrret, L.** On the genus Synapta, in: Proc. Zool. Soc., London, Part XXVI, 1858, p. 360—367, Taf. 14.

Drittes Kapitel.

Die Nauplien der Lepaden

nebst

Bemerkungen über das Schwebvermögen der pelagisch lebenden Crustaceen.

Mit Tafel V und VI.

Inhaltsverzeichniss.

III. Kapitel.

Die Nauplien der Lepaden.

„Wer das Glück hatte, diese Geschöpfe im Augenblick, wenn das Ende des Schlauches sich ausdehnt und die Schalenwerdung beginnt, mikroskopisch zu betrachten, dem müsste eins der herrlichsten Schauspiele werden, die der Naturfreund sich wünschen kann. Da ich nach meiner Art zu forschen, zu wissen und zu geniessen, mich nur an Symbole halten darf, so gehören diese Geschöpfe zu den Heiligthümern, welche fetischartig immer vor mir stehen und durch ihr seltsames Gebilde die nach dem Regellosen strebende, sich selbst immer regelnde und so im Kleinsten wie im Grössten durchaus gott- und menschenähnliche Natur sinnlich vergegenwärtigen."

Goethe Die Lepaden. 1823.

Die Frage nach der Entwickelung der Cirripedien, welche Göthe in den hier citirten Worten aufwirft, hat kurz nach dem Tode des Altmeisters ihre Beantwortung gefunden. Fast möchte man es bedauern, dass es ihm nicht mehr vergönnt war, seiner Ueberraschung über die Entdeckungen von J. V. Thompson (1830), welcher die Umwandlung eines der Gattung *Cypris* ähnlichen Krusters in einen festsitzenden *Balanus* nachwies und von H. Burmeister (1834), welcher den Nauplius, die cyprisähnliche Puppe und deren Verwandlung in *Lepas anserifera L.* kennen lehrte, Ausdruck zu geben. Seit Thompson's und Burmeister's denkwürdigen Untersuchungen war die Crustaceennatur der Cirripedien erwiesen und keiner der späteren Beobachter, unter denen wir gar manchen bewährten und glänzenden Namen antreffen, hat auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Auffassung Cuviers, dass die Cirripedien Mollusken repräsentieren, (sie kehrt noch in der letzten Ausgabe des Règne animal vom Jahre 1830 Vol. 3 p. 174 wieder), zu stützen versucht. Abgesehen von dem Interesse, welches sich an die Umwandlung der frei schwimmenden Larve in ein festsitzendes oder parasitirendes Cirriped, wie sie namentlich durch die Untersuchungen von Darwin (1851, 1854), Fritz Müller (1864), Claus (1869) und Yves Delage (1884) uns bekannt wurden, anknüpft, so lehren auch die übereinstimmenden Angaben der einzelnen Forscher, dass die Cirripediennauplien sich durch einen ungewöhnlich complicirten Bau und oft durch höchst bizarre Formen auszeichnen. Dies trifft namentlich für die Nauplien der Lepaden zu, welche schon zu Ende des vorigen Jahrhunderts von Slabber (1778 p. 63 Taf. 8 Fig. 3) als *Monoculus marinus* oder *Zee-Luis* kenntlich abgebildet wurden. Manche derselben erreichen nicht nur eine für Nauplien unerhörte Grösse, sondern gleichen durch den Besitz von Rückenstacheln und spiessartig verlängerten Dornen so auffällig den Zoeen der Deka-

poden, dass man diesen Aehnlichkeiten durch die Benennung Rechnung trug. Als *Archizoëa gigas* beschrieb nämlich Dohrn (1870) einen aus dem pacifischen Ocean (von der chilenischen Küste) stammenden Nauplius, den er als eine Lepadenlarve in Anspruch nahm. Dass er mit dieser Deutung im Rechte war, lehrten die interessanten Mittheilungen von Willemoes-Suhm (1875), welcher während der Challenger-Expedition Gelegenheit fand, zwischen Japan und den Sandwich-Inseln die Entwicklung von *Lepas fascicularis* Darwin zu verfolgen und den Nachweis zu führen, dass ihre Nauplien die Charaktere der sogenannten *Archizoëa* aufweisen. Zudem ist es durch die Beobachtungen von Willemoes-Suhm wahrscheinlich geworden, dass die Dohrnsche *Archizoëa gigas* dem Entwicklungskreise von *Lepas australis* angehört (1875 p. 137). Während die bisher beschriebenen grossen Lepadennauplien lediglich in dem Gebiete des pacifischen Oceans beobachtet wurden, so konnte ich den Nachweis führen, dass sie auch dem Mittelmeer (1887 p. 25) und dem Atlantischen Ocean (1889 p. 9 [527]) nicht fremd sind. Ich erkannte bald, dass die von mir erbeuteten Exemplare drei verschiedenen Arten zugehören und versuchte, gefesselt durch den bizarren Habitus der Larven, eingehender ihre Organisation zu studiren. Obwohl es nur ein spärliches Material ist, an dem ich meine Beobachtungen anzustellen vermochte, so glaube ich doch in mehrfacher Hinsicht die Angaben von Dohrn und Willemoes-Suhm erweitern und berichtigen zu können. Dohrn hat die Gestalt der Extremitätenanhänge genauer dargestellt als Willemoes-Suhm, obwohl er, wie der letztgenannte Forscher richtig erkannte, die beiden hinteren Beinpaare miteinander verwechselte. Andererseits hat Willemoes-Suhm unsere Kenntnisse über die Anordnung der inneren Organe in mehrfacher Hinsicht gefördert.

Nachdem ich meine Untersuchungen bereits abgeschlossen hatte, erschienen neuerdings die eingehenden und umfassenden Studien von Groom (1894) über die Cirripedienentwicklung. Der Verfasser bereichert in ihnen die Kenntniss vom Bau der Nauplien in so vielfacher Hinsicht, dass ich anfänglich nicht geneigt war, meine Beobachtungen zu veröffentlichen. Da sie indessen an ein interessantes Material anknüpfen, welches unter schwierigen Verhältnissen erbeutet wurde, und da ich auch Groom's Darstellung in verschiedener Hinsicht durch die Beobachtung späterer Stadien, welche zudem in instruktiver Weise lehren, wie die cyprisähnliche Puppe im Nauplius ihre Entstehung nimmt, zu erweitern vermag, so übergebe ich diese bescheidenen Darlegungen der Oeffentlichkeit.

I. Charakteristik der beobachteten Nauplien.

Die von mir erbeuteten Lepadennauplien sind von den bisher beschriebenen verschieden und vertheilen sich auf drei Arten. Einer derselben ähnelt dem durch Willemoes-Suhm bekannt gewordenen Nauplius der *Lepas fascicularis*; die beiden anderen sind durchaus abweichend gestaltet. Um die Darstellung abzukürzen, belege ich die Larven mit provisorischen Namen. Wenn die letzteren einen etwas mittelalterlichen Beigeschmack haben, so halte man es der absonderlichen Gestalt zu gut: ähneln sie doch ritterlichen Spiessgesellen, welche beschildet und mit eingelegter Lanze die Salzfluth durchreiten. Die von Dohrn eingeführte Bezeichnung „*Archizoëa*“ suche ich zu vermeiden, da die in dem Namen liegende phyletische Beziehung zu den Zoeen der Dekapoden nicht zu rechtfertigen ist.

Ich gestatte mir zunächst eine kurze Diagnose der beobachteten Formen zu geben.

1. *Nauplius eques* (Taf. V Fig. 1. 2). Rückenschild stachlig. Stirnhörner horizontal abstehend, Hinterhörner genähert. Hinterrand des Schildes tief ausgebuchtet. Rückenstachel länger als der Schwanz und wenig kürzer als der Schwanzstachel. Die beiden Stacheln und der Schwanz in der proximalen Hälfte mit Dornen bedeckt.

Länge des Rückenschildes (die Schildhörner eingerechnet)	1 mm
Breite des Rückenschildes „ „ „	0,8 mm
Länge des Schwanzstachels	8 mm
Gesammtlänge	9 mm

Den *Nauplius eques* fischte ich im offenen Netze, welches bis 1000 m Tiefe versenkt worden war, am 10. September 1887 zwischen Madeira und dem Festlande in nur einem Exemplare.

2. *Nauplius hastatus* (Taf. V Fig. 5 u. 6). Rückenschild glatt, mittlere Stirnhörner kaum angedeutet, Hinterhörner doppelt, Hinterrand flach ausgeschweift. Rückenstachel fehlt, Schwanzstachel von enormer Länge.

Länge des Rückenschildes	1 mm
Länge des Schwanzstachels	14 mm
Gesammtlänge	15 mm

Den *Nauplius hastatus* fischte ich in drei Exemplaren im Laufe des December 1887 an der Oberfläche vor Orotava.

3. *Nauplius loricatus* (Taf. VI Fig. 7 u. 10). Rüchenschild bedornt, mit Schildbuckel; seitliche Stirnhörner schräg nach vorn gerichtet, Hinterhörner einfach, Rückenstachel als kurzer Dorn entwickelt. Schwanzstachel mässig lang.

Länge des Rückenschildes	1,5 mm
Länge des Schwanzstachels	5 mm
Gesammtlänge	6,5 mm

Den *Nauplius armatus* fischte ich in geringeren Tiefen von 80—100 m im Golfe von Neapel während des September und Oktober 1886.

2. Das Rückenschild und dessen Drüsenapparat.

Die gesammten von mir beobachteten Nauplien haben offenbar die letzte Häutung vor dem Uebergang in das Cypris-Stadium durchgemacht. Es geht dies nicht nur daraus hervor, dass innerhalb einiger derselben bereits das Puppenstadium angelegt ist, sondern auch aus dem Umstande, dass das Rückenschild sich scharf von dem Schwanzende mit seinem langen Stachel abgesetzt hat. In das letztere geht es auf früheren Stadien continuirlich über; erst bei den letzten Häutungen setzt es mit seinem Hinterrand sich selbständig ab, um die Afterregion zu überdachen. Während es anfänglich fast dreieckig gestaltet ist, so nimmt es auf den uns vorliegenden Stadien eine oblonge Gestalt an. Wir können demgemäss einen Vorder- oder Stirnrand, die Seitenränder und den Hinterrand unterscheiden. Wie ein umgekehrter Napf überdacht das Rückenschild die untere Körperhälfte mit ihren Anhängen. Eine sanfte buckelförmige Auftreibung, der Schildbuckel, ist in der Mitte zwischen Vorderrand und Rückenstachel bei dem *Nauplius loricatus* entwickelt (Taf. VI Fig. 7 u. 18 u). Das Rückenschild ist durchaus glatt bei

N. hastatus und mit zahllosen feinen Dornen (namentlich gegen die Kuppe zu) bei *N. eques* und *loricatus* bedeckt. Seine Kuppe läuft bei *N. eques* in einen enorm langen Rückenstachel (sp. do.) aus, welcher sich allmählich zuspitzt und auf dem breiteren basalen Abschnitt mit Dornen übersät ist. Stark verkürzt und in dieser Hinsicht der *Archizoëa gigas* ähnelnd, ist der Rückenstachel bei *N. loricatus*, während er endlich dem *N. hastatus* vollständig fehlt.

Der Schildrand ist mit kräftigen kegelförmigen Stacheln (c.) besetzt, welche an ihrer Spitze durchbohrt sind und das Sekret der eingelagerten Drüsenzellen austreten lassen. Ich will diese Stacheln als Schildhörner bezeichnen (es ist überhaupt ein misslich' Ding, die zahllosen Anhänge von den feinen Wimpern an bis zu den lanzenförmigen Stacheln scharf auseinanderzuhalten und sie mit verschiedenen Namen zu belegen) und unterscheide demgemäss die Stirnhörner, die Seiten- und Hinterhörner. Die Stirnhörner, meist vier an der Zahl, gliedern sich in ein Paar mittlere (fr'.) und in das bekannte, von allen Beobachtern beschriebene Paar seitlicher Hörner (fr.). Die mittleren Stirnhörner sind bei *N. hastatus* reducirt (Taf. V Fig. 6 fr'.), während die seitlichen bei *N. loricatus* und *hastatus* schräg nach vorn, bei *N. eques* horizontal gerichtet sind. Bevor ich den feineren Bau der grossen Stirnhörner schildere, weise ich nur noch darauf hin, dass die Seitenhörner in 3 Paaren, die Hinterhörner in einem Paar auftreten. Zwischen diesen stärkeren Schildhörnern finden sich nun noch schwächere, welche ebenfalls an ihrer Spitze durchbohrt sind und mit Drüsenzellen in Beziehung stehen. Gelegentlich entwickeln sie sich so kräftig, dass sie mit den anliegenden Stacheln Doppelhörner (z. B. bei *N. hastatus*) bilden.

Die seitlichen Stirnhörner (fr.) bilden eine besonders charakteristische Auszeichnung der Cirripediennauplien. Während sie an den eben ausgeschlüpften Larven bogenförmig nach rückwärts gerichtet sind, so nehmen sie bei den wiederholten Häutungen allmählich eine horizontal gestreckte Lage ein, um dann späterhin schräg nach vorn zu divergiren. Bei dem *N. eques*, *N. hastatus* und dem von Willemoes-Suhm beschriebenen Nauplius von *Lepas fascicularis* bestehen sie anscheinend aus zwei Gliedern, insofern eine Ringfurche das verschmälerte distale Drittel von dem kegelförmig verbreiterten Basalabschnitt trennt (Taf. V Fig. 3 u. 11). Ihr Innenraum wird von dem breiten chitinisirten Ausfuhrgang (d. gl.) der mächtigen Stirndrüsen durchzogen, während ihr freies Ende einen complicirten Stechapparat aufweist, auf den bereits Dohrn und Willemoes-Suhm aufmerksam wurden. Die Spitze der Stirnhörner ist nämlich von zwei dolchförmigen Stechborsten, einer grösseren dorsalen (s. do.) und einer kleineren ventralen (s. ve.), besetzt. Um die kleinere Borste breitet sich ein Chitinlöffel aus, welcher gewissermassen das Ende des Drüsenausfuhrganges darstellt (Taf. VI Fig. 8). Er läuft in lange Spreuborsten aus, von denen die mittelste zu einer zarten Stechgräte umgebildet ist.

Die Ausstattung der seitlichen Stirnhörner mit Stechgräten und den einem Löffel aufsitzenden Spreuborsten deutet entschieden darauf hin, (wie bereits Claus [1876 p. 80] u. Hoek [1876 p. 73] vermutheten), dass wir es mit einer Waffe zu thun haben, welche entweder zur Vertheidigung oder zur Bewältigung der Beute (vielleicht auch zu beiden Zwecken) dient. Da nun in den Ausfuhrgang der Hörner mächtige Drüsen einmünden, so wäre es wohl denkbar, dass das Sekret derselben giftige oder betäubende Eigenschaften besitzt. Ueberhaupt ist ja der mächtig entwickelte Drüsenapparat des Rückenschildes eine der bemerkenswerthesten Auszeichnungen unserer Nauplien. Dohrn wurde bereits bei seiner *Archizoëa gigas* darauf aufmerksam (1870 p. 599), dass nicht nur die seitlichen Stirnhörner, sondern auch die Seitenhörner auf ihrer Spitze durchbohrt sind und mit Zellen in Beziehung stehen, welche er als Drüsenzellen deutete.

Aehnlich lauten auch die Beobachtungen von Willemoes-Suhm (1875 p. 140) über die grossen Nauplien von *Lepas fascicularis*, während aus der Darstellung von Claus (1876 p. 80) und Groom (1894 p. 174) hervorgeht, dass bei den kleinen Larven der Balanen und den jungen Lepadennauplien lediglich die Stirnhörner mit Drüsen versehen sind. Nur bei den Larven von *Balanus perforatus* und *Chthamalus stellatus* sind nach Groom's Befunden auch ein Paar hinterer Drüsen ausgebildet.

Ich habe diese Drüsen des Rückenschildes (gl.) genauer geprüft, weil immerhin die bisherigen Angaben über ihre Struktur etwas vager Natur sind. Zunächst bemerke ich, dass bei dem *N. loricatus* sämmtliche Seitenhörner und zwar sowohl die grossen, wie die kleinen, zur Ausmündung von Drüsen dienen. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei dem *N. eques* und *N. hastatus*, obwohl gerade bei letzterem einige der kräftigeren Seitenhörner nicht mit Drüsen ausgestattet sind. Durchweg sind es je zwei langgestreckte Drüsenzellen, welche gemeinsam auf einem Schildhorn ausmünden. Eine netzförmige Verbindung zwischen den Drüsenpaaren, wie sie Dohrn und Willemoes-Suhm darstellen, habe ich nie beobachten können. Die paarweise ausmündenden Drüsenzellen sind von auffälliger Länge (Taf. V Fig. 12a, b) und verlaufen ziemlich gerade gestreckt dicht aneinander geschmiegt zu dem betreffenden Schildhorn. Sie sind einkernig und zwar liegen die Kerne (nu.) im hinteren, gelegentlich etwas geknickten Drittel der Zelle. Der Inhalt ist fein granulirt und mit hellen Vakuolen (va.) erfüllt, welche an dem meist etwas ausgebauchten peripheren Abschnitt der Zelle zusammenfliessen.

Zwischen den grösseren Drüsenpaaren trifft man auch bedeutend kleinere (Taf. V Fig. 12b, x), welche auf kaum angedeuteten Höckern des Schildrandes ausmünden. Endlich lassen sich auch lang spindelförmig ausgezogene Zellen wahrnehmen, welche offenbar in der Bildung begriffene, noch nicht ausmündende Drüsenzellen darstellen (Fig. 12b, y).

Denkt man sich die Drüsenpaare des Schildrandes stark vergrössert und bauchig aufgetrieben, so erhält man die grossen Drüsen der seitlichen Stirnhörner (gl. fr.), welche ebenfalls zu je zweien vereint sind. Sie fallen durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen auf, welches durch die zahlreichen, oft polyedrisch aneinander gedrängten Sekretschollen bedingt wird. Die letzteren verdecken oft den Zellkern so völlig, dass er erst auf Schnitten wahrgenommen wird. Der Ausfuhrgang (Taf. V Fig. 3 u. 11 d. gl.) erstreckt sich als auffällig weites Rohr mit chitinisirten Wandungen durch die ganze Länge der Stirnhörner. In einem Falle bemerkte ich bei dem *N. hastatus* neben dem eintretenden Drüsenpaar noch ein zweites, welches ebenfalls in den gemeinsamen Ausfuhrgang mündete. Die beiden Paare unterschieden sich hier kaum von den seitlichen Drüsenpaaren des Schildrandes.

Zwischen dem Drüsensystem des Rückenschildes ist ein Netzwerk von Bindegewebezellen (Taf. V Fig. 11. z) entwickelt, die bald faserförmig sich strecken, bald multipolare, vielfach sich kreuzende und verflechtende Ausläufer an die Drüsenzellen und Muskelfasern entsenden. Oft macht es täuschend den Eindruck, als ob man es mit feinen an die secernirenden Zellen herantretenden Nerven zu thun habe. Thatsächlich sind denn auch solche multipolare Zellen von Willemoes-Suhm (1875 p. 140) für Ganglienzellen in Anspruch genommen worden. Ich muss indessen gestehen, dass es mir einerseits nicht gelungen ist, eine Verbindung der in Rede stehenden Zellen und Fasern mit dem centralen Nervensystem nachzuweisen und dass mir andererseits das spärliche Untersuchungsmaterial für einen sicheren Entscheid nicht ausreichend erschien.

Mit Entschiedenheit stelle ich indessen in Abrede, dass in die Hörner und Stacheln des

Rückenschildes Muskeln eintreten, welche eine Beweglichkeit derselben bedingen. Claparède (1863 p. 100 u. 120) hielt die seitlichen Stirnhörner für die äusseren Antennen und deutet die einmündenden Drüsen als Muskeln und ebenso behauptet Buchholz (1869 p. 35), dass die seitlichen Stirnhörner schwach beweglich sind. Willemoes-Suhm, der zwar keine Bewegung an ihnen wahrnehmen konnte, beschreibt doch immerhin Muskeln, welche nicht nur in die letztgenannten, sondern auch in den langen Rückenstachel eintreten (1875 p. 139 u. 140). Ich werde noch späterhin darlegen, dass die von Willemoes-Suhm für Muskeln in Anspruch genommenen Bildungen ganz anderer Natur sind und betone daher nur, dass für eine Beweglichkeit der Schildfortsätze alle mechanischen Voraussetzungen, nämlich eine gelenkige Insertion und eintretende Muskeln, fehlen.

3. Die Oberlippe mit den Lippendrüsen.

Die ungewöhnlich mächtige Ausbildung der Oberlippe (lbr.) hat schon die ersten Beobachter der Cirripedienlarven überrascht. Sie ist bei unseren grossen Nauplien nur wenig kürzer als das Rückenschild und verstreicht als stämmiger medianer Zapfen von dem Vorderrande des Körpers schräg abwärts nach hinten. Ihr Frontaldurchmesser ist breiter als der in der Medianebene gelegene (Taf. V Fig. 9); ihr Vorderrand ist gewölbt, während der Hinterrand eher eingebuchtet erscheint. Mehr oder minder deutlich setzt sich ein breiter Proximalabschnitt von einem schlankeren Distalabschnitt ab (Taf. V Fig. 8 prox. u. dist.).

An ihrer Basis liegt zwischen der Bauchseite des Körpers und dem Hinterrande der Lippe die Mundöffnung (Taf. V Fig. 7 o.). Ihre Lage hat zuerst Hoek (1876 p. 72) richtig erkannt; die früheren Beobachter und speziell auch Dohrn und Willemoes-Suhm verlegten die Mundöffnung irrthümlich auf das Distalende der Oberlippe, indem sie die später zu erwähnenden dort ausmündenden Drüsen als Oesophagus in Anspruch nahmen.

Das freie Ende der Oberlippe ist mit fünf Zähnen ausgestattet, nämlich mit einem Paar kräftiger hakenförmig gebogener Vorderzähne (Taf. V Fig. 4, 7—9 d. ant.), einem zweiten Paare von Seitenzähnen (d. lat.) und endlich einem unpaaren hinteren Zahn (d. post.), auf welchem die Oberlippendrüsen ausmünden. Zu diesen gesellen sich noch als besondere Auszeichnung für den *N. eques* zwei Paare von Seitenzähnen, welche in weitem Abstand an den mittleren und proximalen Seitenrändern der Oberlippe ausgebildet sind (Taf. V Fig. 4 d. sup.). Zwischen den distalen paarigen Zähnen, welche bei dem *N. loricatus* schwächer ausgebildet sind, als bei den beiden anderen Formen, tritt ein Schopf von Wimpern auf; ausserdem ziehen sich zwei Längsreihen feiner Wimpern an den Seitentheilen der Oberlippe hin (Taf. V Fig. 7). Die Hinterfläche der Oberlippe ist seitlich mit kurzen dornförmigen Zähnchen übersät (Taf. VI Fig. 12).

Die Oberlippe der von mir aufgefundenen Lepadennauplien unterscheidet sich von jenen der *Archizoëa gigas* und des Nauplius von *Lepas fascicularis* wesentlich dadurch, dass nach Dohrn's Befund bei ersterer 5 Paare von distalen Seitenzähnen und nach den Angaben von Willemoes-Suhm (1875 p. 141) bei letzterem 3—4 Paare ausgebildet werden.

Charakteristisch für die Oberlippe aller Cirripedienlarven ist ein System von Drüsen, welches bisher vielfach irrthümlich gedeutet wurde. Leicht fallen vier auffällig grosse und langgestreckte einkernige Drüsenzellen in die Augen, welche auf dem medianen hinteren Zahn der Oberlippe ausmünden (Taf. V Fig. 7 gl. lbr.). Sie wurden früherhin für den Oesophagus ge-

halten, bis kürzlich Groom ihre wahre Bedeutung richtig erkannte (1891 p. 176). Sie gleichen den seitlichen Drüsen des Rückenschildes und unterscheiden sich von jenen der Stirnhörner dadurch, dass ihr Sekret nicht in Gestalt von Schollen, sondern in Form kleiner lichtbrechender Kügelchen ausgeschieden wird. Ihnen schmiegen sich am proximalen Ende noch einige kleinere schlanke Drüsenzellen an, welche strangförmig ausgezogen bis gegen den Oesophagus hin zu verfolgen sind.

Neben diesem central gelegenen unpaaren Drüsensystem tritt noch ein zweites System paariger Drüsen auf, welches Willemoes-Suhm richtig als solches erkannte (1875 p. 142). Groom hat dieses Drüsenpaar übersehen, während schon Dohrn (1870 p. 102) auf die „runden Ballen" aufmerksam geworden war. Es liegt dieses Drüsenpaar links und rechts unterhalb der Mundöffnung, der Hinterseite der Oberlippe genähert (Taf. V Fig. 7 gl. sup.). Um Klarheit über dasselbe zu erlangen, zerlegte ich ein Exemplar des *N. hastatus* in Längsschnitte und fand an diesen die in Rede stehenden Drüsen aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt. Sie sind von sehr ungleicher Grösse; die kleinen Zellen liegen im Allgemeinen nach Innen (der Medianebene zugekehrt), die grossen nach Aussen. Zwischen diesen 0,006 mm, resp. 0,05 mm messenden Zellen mit ihren runden 0,004—0,009 mm messenden Kernen findet man alle möglichen vermittelnden Grössenverhältnisse bei den übrigen Drüsenzellen. Die grössten Zellen gleichen in ihrer Struktur ziemlich jenen, welche die unpaare Drüse zusammensetzen.

Es ist nun kein leichtes Ding, an den Schnitten über die Ausmündung der paarigen Drüsen Aufschluss zu erhalten. Ich glaube indessen, mich ziemlich sicher davon überzeugt zu haben, dass die Zellen sich jederseits um einen feinen Ausfuhrgang gruppiren, welcher hinter der Mundöffnung in den Oesophagus seitlich einmündet.

Willemoes-Suhm spricht sich über die Art der Ausmündung nicht weiter aus, vermuthet indessen, dass die in Rede stehenden Drüsen während der Methamorphose sich zu den Kittdrüsen der Haftantennen umbilden. Ich glaubte anfänglich ebenfalls an eine derartige Beziehung, vermag sie indessen durch keine positive Beobachtung zu stützen. Sicher ist es nur, dass die paarigen Drüsen nicht an der Basis der ersten oder zweiten Ruderantennen ausmünden und demgemäss nicht als die bisher vermissten Excretionsorgane des Nauplius zu deuten sind.

4. Schwanz und Schwanzstachel.

Der Schwanzanhang (cd.) der Nauplien setzt sich, wie schon oben (p. 81) hervorgehoben wurde, auf späteren Stadien scharf von dem ihn überdachenden Rückenschild ab. Man hat ihn wohl auch als *Thorax-Abdomen* bezeichnet, weil auf seiner proximalen Bauchseite die 6 Paar Rankenfüsse und der Abdominalfortsatz angelegt werden. Schon auf frühen Stadien sprosst aus dem dorsalen Anfangstheil des Schwanzes der Schwanzstachel (sp. cd.) hervor, welcher ansehnlich heranwachsend, den Schwanz an Länge um das Mehrfache überbietet. Nur bei der von Dohrn beschriebenen *Archizoëa gigas* bleibt er kurz und erreicht er kaum die Länge des Schwanzes, während er bei dem *N. loricatus* und *N. eques* doppelt, bei dem *N. hastatus* sogar dreimal länger als der Schwanz wird. Ueberhaupt ist der *N. hastatus* (Taf. V Fig. 5) mit seinem nicht weniger denn anderthalb Centimeter messenden Schwanzstachel der grösste aller bisher beobachteten Nauplien.

Schwanz und Schwanzstachel laufen in eine lange feine Spitze aus und sind in ihrer

ganzen Länge oder doch wenigstens in ihrem breiteren proximalen Abschnitt mit feinen Dornen übersät. Dazu gesellen sich auf der proximalen Unterseite des Schwanzes sechs Paare kräftiger Abdominal-Haken (sp. abd.), denen in weiterer Entfernung noch zwei weitere Hakenpaare (sp. post.) folgen (Taf. VI Fig. 12 u. 18). Dieses Verhalten scheint für die letzten Häutungsstadien der Nauplien allgemein zuzutreffen, während die jüngeren Stadien durch eine geringere Zahl von Hakenpaaren charakterisirt sind. Nach Willemoes-Suhm (1875 p. 142) scheint die Vermehrung der Abdominalhaken mit den successive aufeinander folgenden Häutungsstadien ziemlich gleichen Schritt zu halten und so dürfte von diesem Gesichtspunkte aus zu vermuthen sein, dass das von mir beobachtete Exemplar des *N. eques* noch nicht die letzte Häutung überstanden hat, insofern es ausser den beiden grösseren distalen Hakenpaaren nur drei proximale aufweist. Zudem trat hier eine Asymmetrie auf, insofern linksseitig vier, rechtsseitig drei Haken entwickelt waren.

Da der Schwanz junger Nauplien an seinem Ende in 2 Stacheln ausläuft, so möchte ich vermuthen, dass die letzteren mit den Abdominalhaken correspondiren und dass zwischen ihnen der häufig teleskopartig eingestülpte distale Schwanzabschnitt sich allmählich vorschiebt.

Nach den Angaben von Dohrn (1870 p. 603) und Willemoes-Suhm (1875 p. 142) sind nicht nur die Abdominalhaken, sondern auch Schwanz und Schwanzstacheln beweglich und mit Muskeln ausgestattet. Ich muss indessen mit Entschiedenheit bestreiten, dass die von den genannten Forschern beobachteten Gewebselemente contraktiler Natur sind. Abgesehen davon, dass die Abdominalhaken vollständig starr ohne gelenkige Insertion dem Chitinpanzer aufsitzen resp. einfache Fortsätze des Panzers repräsentiren, lässt sich leicht darlegen, dass die von Willemoes-Suhm als Muskel gedeutete Gewebslage bestimmt ist, die Rankenfüsse und das Abdominalende des künftigen Cirripeds zu bilden. Andererseits ist auch das korkzieherförmige Gebilde, welches auf seiner Figur 15 sowohl den Schwanz wie den Schwanzstachel in ganzer Länge durchzieht, kein Muskel, sondern die Matrix der betreffenden Stachel, welche sich vor der Häutung von dem Chitinskelett abgehoben hat. Auf die Bildung der Rankenfüsse und des Abdomens der Cirripedienpuppe innerhalb des Nauplius werde ich im Verlaufe dieser Darstellung noch zurückkommen.

5. Die Extremitätenpaare.

Den Nauplien der Cirripedien kommen drei Paare gegliederter Lokomotionsorgane zu, welche früherhin in sehr verschiedenem Sinne gedeutet wurden. Während die älteren Forscher — so z. B. Burmeister (1834 p. 19) und Darwin (1854 p. 114) — die seitlichen Stirnhörner der Nauplien in die späteren Haftantennen der Cirripedienpuppe übergehen liessen, so haben Krohn (1860 p. 7), F. Müller (1864 p. 62) und Claus (1876 p. 80) darauf hingewiesen, dass die Stirnhörner vergängliche Bildungen sind und dass die Haftantennen der Puppe aus dem ersten Extremitätenpaar des Nauplius ihre Entstehung nehmen. Wenn es überhaupt noch einer Bestätigung bedürfte, so verweise ich auf die Figur 14 und 15 der Tafel V, welche überzeugend darthut, dass die Stirnhörner nicht in den Organismus der Puppe herübergenommen werden, sondern dass die Haftantenne mit ihren charakteristischen Auszeichnungen innerhalb des ersten Extremitätenpaares ihre Entstehung nimmt. Wir sind demnach vollständig im Rechte, wenn wir im Einklang mit den neueren Beobachtern das erste Extremitätenpaar des Nauplius als erste Antenne *(antennula)*, das zweite Paar als zweite Antenne und das dritte Paar als Man-

dibularfuss bezeichnen. Das zweite Antennenpaar soll nach den Angaben von Claus (1870 p. 81) bei der Metamorphose vollständig abgeworfen werden, während über das Schicksal des dritten Paares insofern noch nicht völlige Klarheit herrscht, als die Umbildung seines basalen Abschnittes zur Mandibel nur vermuthet werden darf.

Ich habe dem Studium der Extremitätenanhänge um so mehr meine Aufmerksamkeit zugewendet, als sie nicht nur durch ihre mächtige Entfaltung, sondern auch durch ihren überreichen Besatz mit kräftigen und feinen, bald einfachen, bald gefiederten Borsten, mit Sinneshaaren, Wimpern, Gräten, Dornen, Zähnen und Kaufortsätzen imponiren. Es ist freilich ein missliches Ding, alle diese formenreichen Cuticularanhänge scharf auseinanderzuhalten und sie mit verschiedenen Namen zu belegen, weil die Extreme durch vermittelnde Bildungen ausgeglichen werden. Immerhin hoffe ich, dass die Abbildungen, welche unter Berücksichtigung der natürlichen Haltung und Lagerung entworfen wurden, die Beschreibung nach Möglichkeit verständlich machen werden. Unter den bisherigen Beobachtern hat Dohrn noch am eingehendsten die feineren Verhältnisse berücksichtigt, obwohl er an den isolirten Extremitätenpaaren die zweiten Antennen mit den Mandibeln verwechselte, während die Darstellung von Willemoes-Suhm und theilweise auch diejenige von Groom etwas schematisch gehalten ist.

a. *Das erste Antennenpaar.*

Die ersten Antennen (*antennulae* at'), bekanntlich stets einästig, finde ich in Uebereinstimmung mit den Angaben von Dohrn (1870 p. 603) und Willemoes-Suhm (1875 p. 143) bei allen beobachteten Nauplien aus 6 Gliedern zusammengesetzt. Buchholz (1869 p. 30) und Groom (1894 p. 179) geben die Zahl ihrer Glieder bei den jüngeren Nauplien der Lepaden und Balanen auf nur vier an, während Lang (1876 p. 109) sie bei den Balanennauplien fünfgliedrig fand.

Das Basalglied geht breit ohne besondere gelenkige Insertion in die Bauchfläche des Körpers über; die zweiten, dritten und vierten Glieder nehmen in distaler Richtung an Länge zu, während die fünften und sechsten, kleiner als die vorhergehenden, in derselben Richtung an Grösse abnehmen (Taf. VI Fig. 1). Die dritten bis fünften Glieder sind an ihrem distalen Unterrande mit grossen Schwimmborsten ausgestattet und zwar sind am dritten Gliede eine, am vierten fünf und am fünften Gliede drei Borsten ausgebildet. Endlich trägt das letzte Glied an seinem Vorderrande drei Borsten. Sehr eigenartig gestaltet sich die Ausstattung der Schwimmborsten mit seitlichen Fiederästen, wie ich sie auf der Fig. 1 der Taf. VI zur Anschauung zu bringen versuchte. An jedem dritten bis fünften Gliede tritt eine glatte ungefiederte Borste auf, während die übrigen zweizeilig gefiedert sind. Bei dem *N. eques* fand ich auch die 3 Endborsten des letzten Gliedes ungefiedert. Unter den Fiederborsten fallen drei auf, welche auf der einen Seite mit dicht stehenden, erst am Ende der Borste sich zu längeren Fiedern ausziehenden Wimpern bedeckt sind.

b. *Das zweite Antennenpaar.*

Das zweite Antennenpaar (at'') ist das mächtigste und am complicirtesten gebaute der Extremitätenanhänge. Es ist zweiästig und setzt sich aus einem zweigliedrigen Protopoditen,

aus einem achtgliedrigen Exopodit und einem viergliedrigen Endopodit zusammen. Dohrn gibt die Zahl der Exopoditenglieder auf 7 (1870 p. 604), Willemoes-Suhm (1875 p. 144), Groom (1894 p. 180) und Lang (1876 p. 110) hingegen auf 9 an. Der letztgenannte Autor findet in Uebereinstimmung mit Dohrn und Lang den Endopoditen dreigliedrig, während Willemoes-Suhm keine genaueren Angaben macht.

Die beiden Stammglieder des Protopoditen sind ungemein kräftig und breit. Dies gilt speziell von dem ersten Glied, welches in der Höhe der Mundöffnung ohne scharf ausgeprägte Gelenkung in die Bauchfläche übergeht. An seiner distalen Innenfläche trägt es den kräftigen hakenförmigen Kaufortsatz, welchen bereits Dohrn zutreffend abbildete. Er ist an seinem Unterrand mit Wimperborsten besetzt und läuft in mehrere Zähne aus, von denen der äusserste sich aufwärts krümmt (Taf. VI Fig. 1 proc. Fig. 15).

Das zweite Stammglied ist ebenfalls an seiner Innenfläche mit einem Fortsatze ausgestattet, welcher kegelförmig gestaltet ist und an seinem Ende einen Schopf von Wimperborsten aufweist. Dazu gesellen sich noch drei kurze und kräftige Fiederborsten (Taf. VI Fig. 9, z.). Auf diesen zapfenförmigen Anhang, welcher vielleicht speziell bestimmt ist, die Nahrung zu prüfen, ist Dohrn gleichfalls aufmerksam geworden. Beide Stammglieder sind an ihrem distalen Aussenrand mit einem Kranze feiner Dornen besetzt.

Die Glieder der Exopoditen nehmen in distaler Richtung an Länge und Breite continuirlich ab. Sie sind an ihrem Vorderrande mit gewaltigen Schwimmborsten besetzt, welche von dem sockelförmig vorgezogenen Distalabschnitt des Gliedes durch eine Ringfurche sich abheben (Taf. VI Fig. 2—4, 9). Nur das erste Glied ist mit einer relativ feinen Fiederborste ausgestattet, während an dem zweiten zwei, an den übrigen Gliedern nur je eine Schwimmborste sich inseriren (Taf. VI Fig. 1). Das letzte Glied ist mit 4 Borsten ausgestattet. Die Borsten sind einseitig mit langen und in weiten Abständen stehenden Fiederborsten besetzt; nur drei Borsten des letzten Gliedes sind zweizeilig mit zum Theil enorm langen Seitenborsten befiedert.

Zu diesen kräftigen Borsten gesellen sich an den Exopoditengliedern ausser den feinen distalen Häkchenkränzen noch Wimperborsten, welche einreihig über die Aussenfläche der Glieder hinziehen (Taf. VI Fig. 9).

Der viergliedrige Endopodit ist in mehrfacher Hinsicht eigenartig gestaltet. Das erste Glied, länger als breit, und an seinem distalen Aussenrand ausgesackt, kommt an Grösse ungefähr dem entsprechenden des Exopoditen gleich; das zweite Glied ist bei dem *N. hastatus* von ungewöhnlicher Länge (Taf. VI Fig. 1, II), während es bei den übrigen Arten das erste an Ausdehnung nicht überbietet. Von ihm hebt sich das relativ kurze dritte Glied nur undeutlich ab, während das vierte, ebenfalls undeutlich abgesetzt, zu einer kurzen und breiten Platte reducirt ist. Dem ersten Gliede sitzen an seiner Innenfläche drei kurze und stämmige Fiederborsten an (Taf. VI Fig. 9) und ausserdem zieht sich an seinem Hinterrande eine Längsleiste einzeiliger Wimperborsten hin; das zweite trägt zwei, das dritte eine und das vierte vier fiederästige Schwimmborsten. Die letzteren sitzen am Distalende der betreffenden Glieder und nehmen successive an Länge zu. Bei dem *N. hastatus* war neben den beiden kräftigen Borsten des zweiten Gliedes noch eine schwächere ausgebildet (Taf. VI Fig. 2 u. 4), während andererseits die beiden übrigen Arten an dem letzten Gliede nur drei Borsten erkennen liessen. Die kräftigeren Borsten setzen sich durch eine Ringfurche scharf von dem vorgezogenen Gliedabschnitt ab (Taf. VI Fig. 2—4).

c. *Das Mandibularfusspaar.*

Das dritte Extremitätenpaar (md) setzt sich aus einem zweigliedrigen Protopodit, einem viergliedrigen Exopoditen und einem dreigliedrigen Endopoditen zusammen. Dohrn gibt die Zahl der Exopoditen- und Endopoditenglieder auf nur je zwei an, während Willemoes-Suhm den Endopoditen dreigliedrig und den Exopoditen fünfgliedrig zeichnet, aber im Texte (1875 p. 144) sich sehr unklar über die Gliederzahl ausdrückt. Die Zahlen, welche Lang (1876 p. 111) und Groom (1894 p. 181) angeben, weichen wiederum von meinen Befunden ab, insofern sie den Exopoditen als fünfgliedrig, den Endopoditen als dreigliedrig (Lang) resp. zweigliedrig (Groom) betrachten.

Das erste Basalglied geht wie alle entsprechenden Glieder der vorausgehenden Extremitäten ohne gelenkige Insertion in die Bauchfläche des Nauplius über. An seiner Innenfläche sitzt ihm ein kegelförmiger grosser Zapfen auf, der mit einem Schopfe feiner Wimperborsten bedeckt ist und dem Kaufortsatz des vorausgehenden Extremitätenpaares entspricht (Taf. VI Fig. 12 pr′). Das zweite Stammglied (pr″) ist länger als breit und weist an seiner Innenfläche drei kräftige säbelförmig geschwungene Borsten auf, welche dicht mit feinen zweizeilig angeordneten Fiedern bedeckt sind. Ausserdem treten an der Hinterfläche desselben zwei Halbkreise von langen Wimperborsten auf.

Die vier Exopoditenglieder (Taf. VI Fig. 1 md. ex.) sind relativ kurz und nehmen in distaler Richtung continuirlich an Grösse ab. Das erste Glied trägt zwei kurze, das zweite und dritte je eine lange Schwimmborste, welche zweizeilig befiedert sind. Dem letzten Glied, welches einen Schopf Wimperhaare trägt, sitzen zwei Borsten von verschiedener Länge auf. Die kleinere gleicht den vorausgehenden, während die grössere Endborste ungewöhnlich kräftig entwickelt ist. Sie übertrifft bei dem *N. hastatus* alle Borsten der vorausgehenden Extremitäten an Länge, während sie bei den übrigen Nauplien denselben mindestens gleich kommt. Bei ruhigem Schweben wird sie parallel dem Schwanze getragen; sie ist bewimpert und setzt sich mit ihrem proximalen verbreiterten Abschnitt scharf, fast wie ein selbständiges Glied, von dem Endglied des Exopoditen ab.

Das erste Glied des Endopoditen trägt am Innenrande drei kurze und kräftige säbelförmige Borsten, von denen zwei bewimpert sind (Taf. VI Fig. 12 en.). Das zweite Glied ist mit vier Borsten, zwei befiederten und zwei glatten, ausgestattet, während das Endglied fünf glatte Borsten aufweist.

Betrachtet man den Protopodit und Endopodit des Mandibularfusspaares von hinten, wie dies in Figur 12 auf Taf. VI dargestellt ist, so kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, dass die reiche Ausstattung ihrer Glieder mit säbelförmig geschwungenen und bewimperten Borsten einen Reusenapparat abgibt, welcher das Entgleiten der erbeuteten Nahrung verhütet.

Eine allgemeine Erörterung über den physiologischen Werth des bei unseren Nauplien zu so ungewöhnlicher Entfaltung gelangenden Borstensystemes soll noch in einem allgemeinen Schlusskapitel angestellt werden.

6. Der Darm.

Der Darmtraktus zerfällt in drei wohl von einander gesonderte Abschnitte: in einen Vorderdarm (oes.), Mitteldarm (int.) und Enddarm (re.). Die Mundöffnung (o.) liegt, wie dies Hoek

(1876 p. 72) zuerst richtig erkannte, zwischen dem basalen Hinterrande der Oberlippe und der Bauchfläche des Nauplius (Taf. V Fig. 7). Sie führt in einen bogenförmig aufsteigenden Vorderdarm (Oesophagus), welcher offenbar bei der Nahrungsaufnahme stark erweitert werden kann. Ich finde ihn nämlich auf Querschnitten (Taf. VI Fig. 6) durch die Contraktion der ihn umgürtenden kräftigen Ringmuskelfasern (mu. circ.) stark gefaltet und sein Lumen auf einen ausgebuchteten Spaltraum reducirt. Die ihn auskleidenden Zellen messen durchschnittlich 0.01 mm. Den Ringmuskelfasern wirken Radiärfasern (mu. rad.) als Antagonisten entgegen, welche an den Chitinpanzer der Oberlippe, wie dies Claus (1891 Taf. III Fig. 11) richtig andeutete, sich anheften.

Nach den Angaben von Buchholz (1869 p. 37) und Groom (1894 p. 183) ist er im Leben in ständiger peristaltischer Bewegung begriffen. Der Magen ist weit und im Leben lebhaft braunroth gefärbt. Er wird von einem einschichtigen Cylinder-Epithel ausgekleidet. Die Epithelzellen (Taf. V Fig. 13) sind in ihrer Mitte mit feinen Pigmentkörnchen (pg.) ausgestattet und lassen an ihrem basalen Theil den runden Kern, an ihrem freien Ende einen breiten Cuticularsaum (cut.) erkennen. Gegen den Enddarm zu strecken sie sich, wie dies auch Groom (1894 p. 184) erkannte, lang cylindrisch, um dann in das niedrige Epithel des Enddarmes überzugehen. Der letztere zerfällt mehr oder minder deutlich in zwei Abschnitte, nämlich in einen vorderen erweiterten, mit Nahrungsresten erfüllten und in einen hinteren dünnwandigen Abschnitt, welcher zwischen Schwanz und Schwanzstachel durch den After (an.) ausmündet.

Wie Buchholz (1869 p. 37) und Groom (1894 p. 184) berichten, so ist der Mitteldarm namentlich in seinem hinteren Abschnitt von Ringmuskeln umgürtet. Ich habe diese an dem einzigen in Längsschnitte zerlegten Exemplare nicht deutlich wahrnehmen können, wohl aber wurde ich an derselben Stelle auf langgezogene einkernige Fasern (f.) aufmerksam, welche Groom als glatte Muskelfasern in Anspruch nimmt. Es ist nicht leicht, ohne Beobachtung des lebenden Thieres zu entscheiden, ob derartige Fasern bindegewebiger oder contraktiler Natur sind. Wäre letzteres der Fall, so könnte man sich immerhin erklären, dass sie bei ihrer Contraktion den Pylorus erweitern und dem Speisebrei den Uebertritt in den Enddarm ermöglichen.

Ueber die Nahrung, welche die Nauplien geniessen, haben die früheren Beobachter und neuerdings auch Groom keinen sicheren Anhalt zu gewinnen vermocht. Man findet den Mittel- und Enddarm mit einem organischen Detritus erfüllt, welcher häufig grünlich gefärbt ist und bald als pflanzliche, bald als animale Kost gedeutet wurde. Ich vermag über die Qualität der Nahrung wenigstens insofern Aufschluss zu geben, als ich in dem Speisebrei des *N. loricatus* zahlreiche isolirte Nadeln von Radiolarien und wohl erhaltene Skelette von Diktyochen wahrnehmen konnte. Ausserdem schimmerten noch Panzer verschiedener Diatomeen-Arten hindurch. Bei dem *N. eques* vermochte ich ausserdem noch Reste von Globigerinenskeletten nachzuweisen.

7. Nervensystem und Sinnesorgane.

Seit jener Zeit, wo Krohn (1860 p. 2) den Nachweis führte, dass das Gehirn der Lepadennauplien einen Schlundring entsendet, welcher oval ausgezogen den Oesophagus umkreist, ist unsere Kenntniss vom centralen Nervensystem der Larven nicht erheblich gefördert worden. Die Darstellung von Nussbaum (1890 p. 35 Taf. XI Fig. 3), welcher ebenfalls den Schlundring sah, geht nicht über die Angaben von Krohn hinaus und auch dem neuesten Beobachter, nämlich Groom (1894 p. 185) sind eine Reihe wichtiger Verhältnisse entgangen, obwohl er das Nerven-

system an Schnitten studirte. Zudem ist ihm die einzige zutreffende Abbildung des Hirnes einer Lepadenlarve, wie sie Claus in seinen bekannten Untersuchungen über das Medianauge (1891 a. p. 28 Taf. XI Fig. 11) gegeben hat, unbekannt geblieben.

Ich glaube, dass ich die Angaben meiner Vorgänger in einigen wesentlichen Punkten, welche einerseits den Abgang der Extremitätennerven, andererseits die Bildung des ventralen Abschnittes betreffen, zu ergänzen vermag. Sie gründen sich freilich auf die Untersuchung nur eines Exemplares von *N. loricatus*, welches ich in Horizontalschnitte zerlegte. Aus der Schnittserie reconstruirte ich die in Fig. 14 auf Taf. VI gegebene Darstellung des centralen Nervensystemes.

Das Gehirn setzt sich aus zwei paarigen Abschnitten, den vorderen und hinteren Hirnlappen und aus einem unpaaren Augenlappen, welcher das Medianauge trägt, zusammen.

Die vorderen paarigen Hirnlappen (Taf. VI Fig. 13 u. 14 l. ant.) liegen der Stirnfläche des Chitinpanzers dicht an und besitzen annähernd birnförmige Gestalt. Nach der oben erwähnten Abbildung von Claus zu schliessen lässt sich am lebenden Objekte eine Zusammensetzung aus einer kleineren dorsalen und einer grösseren ventralen Partie constatiren. Von der letzteren entspringen die charakteristischen frontalen Sinnesorgane (Taf. V Fig. 7, Taf. VI Fig. 13 fil.), welche Spence Bate zuerst sah und als vielfach gegliederte Anhänge abbildete (1851 Taf. VIII Fig. 13). Bekanntlich deutet sie Darwin (1854, *Balanidae* p. 105) als die inneren (ersten) Antennen. Dass sie indessen mit Extremitätenanhängen Nichts gemein haben, sondern in die Kategorie der bei Entomostraken und bei den Larven der Malakostraken weit verbreiteten Frontalorgane gehören, haben namentlich die Untersuchungen von Claus dargethan. Den Beschreibungen der früheren Autoren vermag ich wenig hinzuzufügen. Sie sind zweigliedrig und zwar wird die untere Hälfte von einem derbwandigen Chitinrohr umkleidet, welches sich distal verjüngt. Aus seinem kelchförmig vorgezogenen Endabschnitt ragt ein schlauchförmiger, sehr zartwandiger und stumpf endender Sinnesfaden hervor, welcher ebenso wie die von dem Chitinrohr umschlossene centrale Masse im Innern fein fibrillär gestreift ist.

Eine breite Bindebrücke ganglionärer Substanz geht von beiden vorderen Hirnlappen aus, um sich mit dem mitten zwischen die letzteren eingelagerten *lobus opticus* (l. opt.) zu vereinigen. Derselbe wölbt sich dorsal hoch empor und trägt das nach den Untersuchungen von Claus dreigetheilte Medianauge. Ich vermochte zwar an den Schnitten diese Dreitheilung zu bestätigen, bin aber nicht im Stande, über die feineren Strukturverhältnisse befriedigenden Aufschluss zu geben.

Die beiden hinteren Hirnlappen (l. post.) sind rundlich und kleiner als die vorderen. Von ihnen strahlt der zu einem langen Oval ausgezogene und hinten bogenförmig geschlossene Schlundring (com.) aus. Er besteht aus Fasersubstanz und ist in seinem ganzen Verlaufe an den ventralen Seitenflächen mit kleinen Ganglienzellen belegt. Da an keiner Stelle die Ganglienzellen sich zu paarigen Ganglienknoten erheben, so ist es nicht leicht, diejenige Partie scharf zu umgrenzen, welche etwa als unteres Schlundganglion aufzufassen wäre. Wohl aber vermag ich auf ein Verhalten aufmerksam zu machen, welches bisher noch von keinem Untersucher der Cirripediennauplien beobachtet wurde. Im hinteren Drittel des Schlundringes ist nämlich eine Querkommissur (in der Höhe des zweiten Antennenpaares) ausgebildet, welche lediglich aus Fasern besteht (Taf. VI Fig. 14 a). Die genauere Erforschung der späteren Umwandlungsstadien kann erst Aufschluss geben, ob die im Umkreise der Querkommissur gelegenen Partieen sich zu dem unteren Schlundganglion differenziren.

Ueber den Ursprung der Extremitätennerven fehlen bisher genaue Angaben. Ich habe denselben für alle in Betracht kommenden Nerven festzustellen vermocht und hebe zunächst im Allgemeinen hervor, dass sie durchweg von dem Schlundring entspringen. Dicht hinter dem Hirn gehen zunächst zwei Nervenpaare ab, von denen das obere Paar zu den ersten Antennen (n. at'), das untere in die Oberlippe (n. lbr.) verläuft. Die Nerven zu den zweiten Antennen (n. at'') sind sehr kräftig und wurzeln in der Höhe der Querkommissur. Zwischen den genannten Nervenpaaren entspringt noch ein Paar feiner Nerven, deren weiteren Verlauf ich nicht verfolgen konnte. Am Hinterrande der Schlundkommissur entspringen zunächst die Mandibelnerven (n. md.) und endlich ein Paar langer in die hintere Körperregion verstreichender Nerven (n. post.).

Die Extremitätennerven verlaufen durch die ganze Länge der Extremität, hie und da feine Fasern an die Muskeln entsendend und namentlich am Ende der Gliedmaassen, da, wo die grossen Schwimmborsten abgehen, zu langgestreckten Ganglien anschwellend (Taf. VI Fig. 2 ga.) Deutlich heben sich aus der feinfaserigen Ganglienmasse die runden, mit einem oder zwei, (selten mehr) glänzenden Kernkörperchen ausgestatteten Kerne der Ganglienzellen ab.

An der Basis der stärkeren Schwimmborsten liegen Zellen, deren Contouren sich schärfer markiren. Sie sind polyedrisch (nicht spindelförmig ausgezogen) und entsenden enorm lange fibrilläre Ausläufer, welche Claus (1891 p. 365) als Achsenfäden bezeichnete, in die Borsten. Wir haben es hier mit jenen charakteristischen Zellen zu thun, welche an der Basis der Sinnesborsten gelegen, bald als Ganglienzellen, bald als Sinneszellen beurtheilt wurden. Da ich noch in einem späteren Kapitel Gelegenheit nehmen werde, auf die Frage nach der Natur dieser Zellen genauer einzugehen, so erwähne ich nur, dass der neueste Beobachter, nämlich vom Rath (1894), eine vermittelnde Stellung einnimmt, indem er die in Rede stehenden Zellen als „Sinnesnervenzellen“ in Anspruch nimmt, welche sowohl in proximaler, wie in distaler Richtung enorm lange nervöse Ausläufer entsenden. So interessant nun auch die in der neuesten Publikation vom Rath's mitgetheilten Thatsachen sind, so muss ich doch gestehen, dass einerseits unsere Kenntnisse durch die Anwendung der modernen Untersuchungsmethoden erst in Fluss zu kommen scheinen und dass andererseits der Unterschied von der Auffassung von Claus, welcher die basalen Zellen als Ganglienzellen und den von der Matrix wohl unterschiedenen Achsenfaden als feinstreifigen nervösen Ausläufer betrachtete, nur unerheblich zu sein scheint. Ob wir die Zellen mit dem wenig glücklich gewählten Namen „Sinnesnervenzellen“ belegen oder ob wir sie Ganglienzellen nennen, dürfte thatsächlich mehr Sache des individuellen Geschmacks sein. Ich beschränke mich darauf, die bei den Nauplien zu beobachtenden Verhältnisse mit wenig Worten darzulegen und sie durch einige Zeichnungen, welche ich vor zwei Jahren anfertigte, zu illustriren. Sie beziehen sich auf zwei Exemplare des *N. hastatus*, deren eines mit Chromosmiumsäure, deren anderes mit Sublimat behandelt wurde.

Jede stärkere Schwimmborste wird von einem feinstreifigen Achsenfaden (Terminalstrang vom Rath) durchzogen, welcher einer einzigen vor der Basis der betreffenden Borste gelegenen Zelle entstammt (Taf. VI Fig. 2—5 ax.). Sie besitzt einen relativ grossen runden resp. ovalen Kern mit meist einem, selten zwei bis vier glänzenden Kernkörperchen. In einem Falle, und zwar an den drei im zweiten Endopoditenglied des zweiten Antennenpaares gelegenen Borsten, beobachtete ich, dass eine Zelle zwei Borsten, eine kräftige und eine schwächere, durch zwei Achsenstränge versorgte (Taf. VI Fig. 4).

Entschieden sind indessen die von den genannten Zellen ausgehenden und zu einem

Achsenfaden gesammelten Fibrillenzüge nicht die einzigen, welche in die Borste eintreten. Ziemlich scharf heben sich an in Alkohol oder Wasser beobachteten Objekten feine Fibrillenzüge ab, welche aus dem hinten gelegenen Ganglion stammen und über die Terminalzellen hinweg sich den Fibrillenzügen des Achsenfadens zugesellen (Taf. VI Fig. 3 u. 4).

Ein weiteres eigenthümliches und, wie mir scheint, bisher nicht beobachtetes Verhalten konnte ich an den Achsenfäden sämmtlicher grosser Borsten des Exopoditen der zweiten Antenne nachweisen. Hier liegen nämlich in mässiger Entfernung von der Basis der Borsten ovale Kerne in die Substanz des Achsencylinders eingebettet (Fig. 5 nu.). Dass es sich nicht etwa um Matrixkerne handelt, wie sie als runde blasse Kerne deutlich in der Nähe der Basis der Borsten wahrzunehmen sind (ma.), lehrt die Betrachtung von verschiedenen Seiten. Die in Rede stehenden Kerne des Achsenstranges liegen innerhalb der gesammten Borsten in annähernd gleicher Höhe. Ich vermochte nur je einen Kern im Verlaufe des Achsenstranges wahrzunehmen.

Wie diese Befunde zu deuten sind, müssen weitere Beobachtungen lehren. Da ich nicht in der Lage bin, sie an Präparaten, welche mit der Golgi'schen Methode behandelt wurden, zu controliren, so glaube ich auch mit voreiligen Deutungen zurückhalten zu sollen.

In die Kategorie der Sinneshaare gehören entschieden auch jene Kreise von Wimperborsten, welche schon von früheren Beobachtern an der Bauchseite der Nauplien beobachtet und genauer von Groom (1894 p. 177) dargestellt wurden. Ich habe diese in eleganten Curven sich hinziehenden Bogensysteme gleichfalls beobachtet (Taf. V Fig. 7 u. 10) und belege sie mit den von Groom eingeführten Namen. Wir unterscheiden demgemäss einen vorderen Bogen (arc. ant.), zwei in der Nähe der Flexoren gelegene Bögen (arc. fl.), einen inneren und äusseren Maxillarbogen (arc. ex. mx. und arc. prox.) und endlich einen Analbogen (arc. an.), welcher mit einigen kräftigen Borsten endet.

8. Die Muskulatur.

Die quergestreifte Muskulatur der Nauplien, wie sie zuerst durch Buchholz (1869 p. 35) und durch Hoek (1876 p. 73 u. 77) eingehender berücksichtigt wurde, fällt durch den Reichthum an isolirt verlaufenden Primitivfasern auf. Immerhin muss sie im Vergleich zu der mächtigen Entwicklung der Extremitätenpaare als relativ schwach entwickelt bezeichnet werden: kräftige Muskelbündel, welche eine rasche Schwimmbewegung ermöglichen könnten, fehlen vollkommen. Wir haben es vielmehr mit einzelnen Gruppen von contraktilen Fasern zu thun, welche bald als Extensoren, bald als Adduktoren Verwerthung finden.

Ich will versuchen dieselben kurz zu charakterisiren, indem ich mit den Muskeln der vorderen Körperregion beginne und successive die nach hinten gelegenen anreihe.

Zunächst sind Muskelfasern hervorzuheben, welche am Rückenschild sich ansetzend zu dem vorderen Proximalrand der Oberlippe verstreichen (Taf. V Fig. 7 mu. lbr.). Zu ihnen gehören zwei Fasern, welche die Oeffnung zwischen dem *Lobus opticus* und den hinteren Hirnlappen durchsetzen (Taf. VI Fig. 13 mu). Dieser Fasern hat auch der neueste Beobachter, nämlich Groom, keine Erwähnung gethan. Wohl aber spricht er (1894 p. 184) von Muskeln, welche von dem verbreiterten Proximalabschnitt der Oberlippe zum distalen verlaufen. Ich habe derartige Muskeln nicht wahrnehmen können.

Die folgenden Muskelgruppen, welche sich jederseits in zwei Längsreihen (Taf. VI Fig. 10

mu.) am Rückenschild ansetzen, verlaufen zu den Extremitäten und dürften als Levatoren (die seitliche Aussenbewegung der Extremitäten vermittelnd) in Anspruch zu nehmen sein. Sie durchkreuzen sich, wie Groom richtig hervorhebt, an manchen Stellen derart, dass die zu den Vorderantennen verstreichenden in der Höhe der hinteren entspringen und umgekehrt. Immerhin lassen sich 3 Gruppen nachweisen, von denen eine zu den Vorderantennen (mu. at'), eine mittlere zu den Hinterantennen (mu. at'') und eine dritte zu den Mandibularfüssen (mu. md.) verläuft (Taf. V Fig. 7). Ihnen wirken als Antagonisten, nämlich als Adduktoren, Muskelgruppen entgegen, auf welche Groom gleichfalls hinwies. Sie entspringen auf der Medianfläche der Bauchseite und sind in Fig. 7 der Taf. V querdurchschnitten angedeutet (mu. tr.).

Ein besonders kräftiger aus zwei bis drei Fasern bestehender Muskel setzt sich an der Dorsalfläche des Rückenschildes an, um schräg nach hinten und aussen zur Ansatzstelle des Schwanzes zu verstreichen. Auf ihn ist bereits Buchholz aufmerksam geworden; ich bezeichne ihn mit Groom als *flexor caudae* (Taf. V Fig. 7, Taf. VI Fig. 10, 18 fl. cd.), da er offenbar das Abwärtsbeugen des Schwanzes bedingt und hierbei zur Erweiterung der Afteröffnung Veranlassung gibt.

Endlich erwähne ich eines kräftigen Muskels, welcher bisher übersehen wurde. Er entspringt hinter dem vorher genannten unterhalb des Rückenschildes und setzt sich in der Höhe der Ursprungsstelle des Schwanzstachels an (Taf. V Fig. 7, Taf. VI Fig. 10, 18 fl. sp. cd.). Ich bezeichne ihn als *flexor spinae*, da er den Schwanzstachel beugt. Dagegen konnte ich die von Groom (1894 p. 187) erwähnten Dilatatoren des Anus, welche als Radiärfasern an den Enddarm herantreten sollen, nicht nachweisen.

Die Extensoren der Extremitäten heften sich an das Basalglied des Protopoditen an; nur wenige Fasern lassen sich noch durch die nächstfolgenden Glieder in ununterbrochenem Verlaufe verfolgen. Die übrigen quergestreiften Muskeln der Extremitäten zeigen in ihrer Anordnung eine bunte Mannigfaltigkeit, welche ich möglichst getreu in Fig. 1 auf Taf. VI zur Anschauung zu bringen versuchte. Bald treffen wir Fasern an, welche nur von einem Glied bis zum nächstfolgenden verstreichen, bald durchsetzen sie zwei oder auch mehr Glieder ohne Unterbrechung. In den Anfangstheil der Borsten dringt keine Faser vor; nur der kräftige Kaufortsatz am zweiten Antennenpaar wird, wie schon Dohrn (1870 p. 1, Taf. 29 Fig. 10) richtig erkannte, von Muskeln versorgt.

Dass die Angaben von Willemoes-Suhm über grosse Muskeln, welche Schwanz und Schwanzstachel durchziehen, sowie über Muskelgruppen, welche die Abdominalhaken bewegen, auf unrichtigen Deutungen beruhen, habe ich bereits oben (p. 86) hervorgehoben.

9. Die Entwicklung der Cyprispuppe im Nauplius.

Unter dem von mir gefischten Materiale fanden sich drei Nauplien (dem *N. hastatus* und *N. loricatus* zugehörig), welche mehr oder minder weit in der Umwandlung zum Cypris-Stadium vorgeschritten waren. Sie repräsentiren zwar nur einzelne Phasen aus den späteren Entwicklungsvorgängen, sind aber doch so interessant, dass ich das Wenige, was ich zu ermitteln vermochte, nicht verschweigen will. Zudem betreffen sie ein Stadium, welches in den bisherigen Darstellungen der postembryonalen Entwicklung der Lepaden kaum Berücksichtigung fand.

Anscheinend unvermittelt und völlig überraschend entsteht bei der letzten Häutung des

Nauplius ein Wesen, welches fast aller Nauplienchataktere verlustig gegangen ist und wegen seiner äusseren Aehnlichkeit mit Ostrakoden den Namen „Cypris-Puppe“ erhielt. Nun haben schon die Beobachtungen von Claus (1876 p. 81) und Lang (1876 p. 112) gelehrt, dass bei den Balanen ganz allmählich die Gestalt der Cypris-Puppe innerhalb des Nauplius angelegt wird. Sie beobachteten die von Claus als Metanauplien benannten Stadien, welche nach Art der Copepoden innerhalb der Nauplinshülle bereits die Maxillenpaare und späteren Rankenfüsse anlegten. Aehnliche Stadien sind bisher von den Lepaden nicht bekannt geworden. Die trefflichen Untersuchungen von Claus (1869) und Willemoes-Suhm (1875) über die Metamorphose der Lepaden knüpfen an die fertige Cypris-Puppe an, ohne dass ihre Anlage innerhalb des Nauplius den genannten Beobachtern zu Gesicht gekommen wäre. Nun zeigen meine Beobachtungen, dass es sich im Principe um ähnliche Vorgänge wie bei der Balanenmetamorphose handelt. Immerhin lassen aber meine Wahrnehmungen erkennen, dass entschieden bei den Balanen primitivere Verhältnisse, als bei den Lepaden obwalten, insofern bei den letzteren die Extremitäten gleichzeitig in auffällig weiter Entfernung von den Gliedmaassen des Nauplius angelegt werden und erst spät durch eine Verkürzung des Leibes an ihre definitive Stelle rücken.

Die Ausbildung der Maxillen, Rankenfüsse und des Abdomens knüpft an eine Ektodermverdickung an, welche zwischen den 6 Paaren von Abdominalhaken gelegen ist (Taf. V Fig. 7 th. abd.). Da also Brust und Hinterleib des späteren Cirripeds im Anfangstheile des Schwanzes der Nauplien vorgebildet werden, so ist die mehrfach eingeführte Bezeichnung „Thoraco-Abdominalabschnitt“ für den Schwanz durchaus zutreffend. Die genannte Ektodermverdickung ist bereits von Dohrn bei der *Archizoëa gigas* beschrieben und abgebildet worden (1870 p. 602 Taf. 19 Fig. 7). Er schildert sie als ein Gewebe, welches in zwei Strängen zwischen den Abdominalhaken verläuft und an jeden der Haken einen Zweig abgibt. Dohrn war im Zweifel, „ob es nervöser Natur gewesen sei, oder ob es kontraktil war“. Der letzteren Ansicht neigt sich Willemoes-Suhm (1875 p. 142) zu, welcher die Abdominalhaken für beweglich hält und in seinen Figuren 20 und 22 die in Rede stehende Ektodermverdickung als Muskeln bezeichnet. Dass ihm indessen die topographischen Beziehungen zwischen den Abdominalhaken und den Ruderfüssen nicht unbekannt geblieben sind, geht aus seiner Bemerkung hervor: „The movable spines simply mark the place where, later on, we find the segmented abdomen of the Cypris“ (p. 143).

Die in Rede stehende Region der Cirripediennauplien wurde späterhin von Grobben gelegentlich seiner bekannten Untersuchungen über die Entwicklung von *Cetochilus* (1881 p. 30) in Betracht gezogen. Grobben findet bei den Nauplien einer *Sacculina* und eines *Balanus* (?) das Ektoderm auf der Ventralfläche des hinteren Körperabschnittes aus hohen cylindrischen Zellen gebildet, welchen jederseits ein Streifen von 4 grossen Zellen aufliegt. Er deutet dieselben als Mesodermstreifen und vermuthet, dass jeder Streifen durch wiederholte Theilung einer einzigen Mesodermzelle seine Entstehung nahm. Den von Hoek (1876 p. 76) an derselben Stelle bei Balanenlarven erwähnten, aber sehr undeutlich abgebildeten Zellhaufen sucht Grobben in gleichem Sinne zu deuten.

Gegen diese Anschauung von Grobben hat sich der neueste Beobachter, nämlich Groom, mit, wie mir scheint, sehr triftigen Gründen gewendet. Er betont, dass einerseits bei den Cirripedien das Mesoderm auf weit früheren Stadien angelegt wird und dass andererseits die Entwicklung des Thoraco-Abdominalabschnittes an die von Grobben beschriebenen Zellen nicht an-

knüpft. Wenn ich mir eine Vermuthung über die Natur der letzteren erlauben darf, so möchte ich im Hinblick auf die Entwicklungsvorgänge bei dem *Cetochilus* die Grobben'schen Mesodermstreifen für die Anlagen der Genitalzellen erklären. Grobben hat ja gezeigt (1881 p. 35), dass bei den Copepoden die Genitalzellen symmetrisch im hinteren Körperende auf der Ventralfläche angelegt werden: also gerade an jener Stelle, wo er bei den Cirripedienlarven die vermeintlichen Mesodermstreifen beobachtete.

Groom macht nun weiterhin darauf aufmerksam, dass die schon von früheren Autoren bemerkte Ektodermverdickung ganz allgemein den Cirripediennauplien zukommt. Es setzt sich diese „Ventralplatte" bei den Balanenlarven aus zwei Reihen cylindrischer Epithelzellen zusammen, welche hinter dem Flexormuskel des Schwanzes beginnen und nach hinten zusammenfliessend bei jugendlichen Larven bis zum Schwanzende reichen. Weit unansehnlicher entwickelt und auf zwei kleine Zellgruppen am Anfangstheile des Schwanzes beschränkt fand Groom die Ventralplatten bei den Lepadenlarven. Ueber das weitere Schicksal derselben hat der genannte Autor bis jetzt keine Angaben gemacht.

Meine Beobachtungen zeigen nun, dass die Ventralplatten eine viel grössere Ausdehnung bei den Nauplien der Lepaden erreichen, als es nach den Angaben von Groom erwartet werden durfte. Sie erstrecken sich als zwei in der Mediane nicht scharf von einander abgesetzte Längsleisten von den Flexoren an bis zu dem letzten Paare der 6 Abdominalhaken (Taf. V Fig. 7 th. abd.) und repräsentiren jenes Gewebe, welches von den Beobachtern der sogenannten Archizoeen bald als nervös, bald als muskulös gedeutet wurde. Aus ihnen entstehen, wie ich oben hervorhob, die Maxillen, die 6 Paar Rankenfüsse und das Abdomen des künftigen Cirripeds. Ich möchte diese ektodermalen Verdickungen, aus denen ein umfänglicher Theil des späteren Organismus seine Entstehung nimmt, am ehesten noch den Imaginalscheiben der Insekten vergleichen, wobei ich mir der obwaltenden Verschiedenheiten in ihrem weiteren Verhalten wohl bewusst bin. Während bei den Insekten die Extremitäten als ektodermale Verdickungen eingestülpt und erst sekundär wieder vorgestülpt werden, so bilden sich nämlich von den Ventralplatten aus solide Zapfen, welche unter Lockerung des Zusammenhanges mit der Chitinlamelle die erste Anlage der künftigen Extremitäten abgeben. Diese Zapfen wachsen nach Aussen hervor und bedingen eine Segmentirung der Ventralplatten, welche bereits Dohrn kenntlich dargestellt hat und welche ich auf Fig. 11 der Taf. VI vom *N. loricatus* wiederzugeben versuche.

Um nun über die Art der Extremitätenanlage genaueren Aufschluss zu erhalten, so zerlegte ich ein Exemplar des *N. hastatus* mit deutlich segmentirten Ventralplatten in Längsschnitte (Taf. VI Fig. 16). Aus denselben ergibt sich, dass die ursprünglich einschichtige Ektodermverdickung mehrschichtig geworden ist. Die Ektodermzellen haben ihre cylindrische Gestalt aufgegeben und drängen sich, mit kugligen Kernen ausgestattet, dicht aneinander (Taf. VI Fig. 17). Man bemerkt unterhalb der dorsalen Chitinlamelle (ch.) ihre abgehobene Matrix und vereinzelte Mesodermzellen (mes.), welche den Ektodermwülsten aufliegen. Als würfelförmige solide Vorsprünge treten die Anlagen der Extremitätenstummel hervor und zwar lassen sich 7 Paare solcher Zapfen nachweisen. Ich glaube nun nicht im Unrecht zu sein, wenn ich die 6 hinteren Paare (I—VI) als Anlagen der Rankenfüsse und das vorderste Paar als Anlage von Maxillen (mx) in Anspruch nehme. Die späteren Stadien machen es wahrscheinlich, dass wir in ihnen die ersten Maxillen vor uns haben, während die zweiten Maxillen aus einer zunächst noch unpaaren Ver-

dickung der Ventralscheiben hervorgehen, welche zwischen den paarigen Kieferpaaren gelegen sich übrigens noch ziemlich weit nach vorne fortsetzt. Das Abdomen (abd.) tritt auf diesen frühen Stadien als relativ unansehnlicher unpaarer Fortsatz am distalen Ende der Scheiben hervor.

Ein späteres Stadium der Thoraco-Abdominalanlage gibt Fig. 18 auf Taf. VI wieder. Die 6 Paare Rankenfüsse (I—VI) haben sich zu schlanken Zapfen ausgezogen und sind mit Borsten ausgestattet. Vor ihnen liegt das borstenlose paarige Maxillenpaar (mx), während hinten das stummelförmige Abdomen (abd.) zwischen dem letzten Rankenfusspaar sich versteckt. Die ganze Anlage hat ihre Beziehungen zu den 6 Paaren von Abdominalhaken aufgegeben und rückt wahrscheinlich in Folge des Zuges der grossen Flexoren (fl.), welche gleichfalls von der Chitinlamelle sich abheben, nach vorne. In dem Schwanzstachel und in dem Distalabschnitt des Schwanzes hat eine Histolyse Platz gegriffen und die Weichtheile der betreffenden Abschnitte treten als feinkörniger Detritus (x) hervor. Ein Strang degenirenden Gewebes hängt noch an dem kurzen Abdomen (y). Wie die Figur weiterhin lehrt, so liegt die Dorsalfläche des späteren Thoraco-Abdominalabschnittes unterhalb des Afters (an.) und des Enddarmes der Naupliuslarve.

An das hier geschilderte Stadium schliesst sich das in Fig. 14 auf Taf. V abgebildete direkt an. Die Thoraco-Abdominalanlage hat sich aus dem Schwanzabschnitt des Nauplius zurückgezogen und ist so weit nach vorne gerückt, dass die Maxillenpaare in die Nähe der Mandibularanhänge zu liegen kommen. Man sieht deutlich, dass zwischen den paarigen Maxillen ein medianer unpaarer Zapfen (ob er in der Medianlinie durch eine Furche getheilt ist, vermag ich nicht zu entscheiden) gelegen ist, in dem ich die Anlage des zweiten Maxillenpaares vermuthe. Die sechs Rankenfusspaare haben sich schlank ausgezogen und lassen eine Gliederung in 3 Endabschnitte und in einen gekerbten Basaltheil erkennen. Den letzten Gliedern sitzen die langen, bis über die Abdominalhaken hinausragenden Borsten auf. An dem kurzen Abdomen sind zwei Endglieder zur Sonderung gelangt, deren letztes mit einer langen Borste ausgestattet ist. Der Rest des Flexors des Rückenstachels ragt noch eine Strecke weit über das Abdomen hinaus. Da ich das betreffende Stadium schonen wollte, so isolirte ich nicht die Extremitäten und das Abdomen, um sie in der Aufsicht zu zeichnen. Ebensowenig konnte ich mich entschliessen, es in Schnitte zu zerlegen, um über das voraussichtliche Eindringen mesodermaler Elemente in die sich aushöhlenden Extremitätenanlagen Aufschluss zu erhalten.

Das in Rede stehende Stadium ist übrigens noch in anderer Hinsicht bemerkenswerth. Die Weichtheile der künftigen Cypris-Puppe haben sich von dem Naupliusschild abgehoben und mit aller wünschenswerthen Klarheit ist ersichtlich, dass weder die grossen Stirnhörner noch auch die frontalen Sinnesorgane in den späteren Organismus einbezogen werden. Die Drüsenzellen der Schildhörner, welche bereits auf dem vorhergehenden Stadium einer Histolyse anheimzufallen beginnen, sind geschwunden. Leider bin ich nicht in der Lage, über die inneren Organe genauere Angaben machen zu können, weil das Objekt durch Behandlung mit Chromosmiumsäure vollständig geschwärzt wurde. In der ersten Antenne steckt ziemlich deutlich vorgezeichnet die Anlage der Haftantenne. Sie ragt bis zum 4. Glied der Naupliusantenne und lässt bereits den späteren Saugnapf (ac.), das Endglied (IV) mit dem kolbenförmigen Riechanhang (a.) und der Anlage der Fiederborsten (b.) nachweisen (Taf. V Fig. 15). Zarte Fäden, welche von dem Riechanhang und von dem zweiten Antennenglied in die Schwimmborsten der alten Antenne ausstrahlen, sind offenbar als die Reste der Axenfäden aufzufassen. In dem zweiten Antennenpaar und in den Mandibularfüssen haben sich zwar die Weichtheile von dem Chitin abgehoben,

aber es lässt sich nicht erkennen, ob sie völlig zu Grunde gehen. Für die zweiten Antennen hat dies Claus sehr wahrscheinlich gemacht, während er andererseits der Ansicht ist, dass die späteren Mandibeln aus dem basalen Reste des dritten Extremitätenpaares hervorgehen. Wenn ich im Vorhergehenden die vor den Rankenfüssen gelegenen Extremitätenstummel als Anlagen der ersten und zweiten Maxillenpaare deutete, so geschah dies wesentlich mit Rücksicht auf die an und für sich sehr einleuchtende Annahme, dass die späteren Mandibeln an die vorausgehenden anknüpfen. Claus hat bereits in seiner eingehenden und allen Seiten der Frage gerecht werdenden Diskussion (1876 p. 81 ff.) auf die Schwierigkeiten hingewiesen, welche der Homologisirung der Cirripediengliedmassen mit jenen der Copepoden im Wege stehen, falls der vollständige Untergang des dritten Extremitätenpaares bei dem Metanauplius der Cirripedien erwiesen würde. Hier zeigt sich freilich eine recht fühlbare Lücke in unseren Kenntnissen, welche weder durch die Darstellung von Lang (1876 p. 112), noch durch die Erörterungen von Hoek (1883 p. 14 ff.) mit der knappen Beschreibung einer Puppe von *Scalpellum Stroemii* (p. 75 Taf. VIII Fig. 1) ausgefüllt wird.

Die sinnfälligen Beziehungen, welche zwischen den Larven der Cirripedien und den Copepoden obwalten, sind bereits Krohn (1860 p. 3 Anm.) aufgefallen und späterhin sowohl von Pagenstecher (1863 p. 89) wie auch nachdrücklich von Claus (1869 p. 10, 1876 p. 81) betont worden. Wenn neuerdings (wie mir dünkt, mit Recht) von Balfour (1880 p. 482), Heider (1892 p. 401) und Grobben (1892 p. 22) auch Beziehungen zu den Phyllopoden hervorgehoben wurden, welche speziell Grobben Veranlassung gaben, die Copepoden und Cirripedien von einer gemeinsamen Phyllopodenstammform abzuleiten, so bemerke ich, dass die Mittheilungen von Groom und mir einige Schwierigkeiten aus dem Wege räumen, welche einer derartigen Zurückführung im Wege zu stehen schienen. Die Mundöffnung des Nauplius liegt nämlich nicht, wie bisher noch allgemein angenommen wurde, auf der Spitze der mächtigen Oberlippe, sondern an deren hinterem Basalrande und der vermeintliche Vorderabschnitt des Oesophagus erweist sich als ein Complex mächtiger Drüsen. Vergleicht man nun die älteren Darstellungen, welche Claus (1873 Taf. I Fig. 1 u. 4) von den Nauplien des *Branchipus stagnalis* entwirft, so ergibt sich in der übermächtigen Entwicklung der Oberlippe mit ihren auch bei den Phyllopoden auftretenden Drüsen eine auffällige Parallele zu den Cirripediennauplien.

10. Betrachtungen über die Nauplien und Cypris-Stadien der Cirripedien.

Die Unterschiede in der Gestalt der Lepadennauplien und der aus ihnen entstehenden Cypris-Puppe sind so auffällige, dass sie zu einigen Betrachtungen über die biologische Eigenart der beiden Entwicklungsstadien herausfordern. Als Ausgangspunkt für diese Betrachtungen mag die treffende Bemerkung von Claus (1876 p. 81) dienen, dass „die Vorgänge des Wachsthums und der Neubildung unzweifelhaft auf eine Abkürzung der primären Entwicklung, auf eine beträchtliche Reihe von Zusammenziehungen hinweisen, durch welche die ursprüngliche Metamorphose wesentlich vereinfacht wurde“. Eine Folge dieser Abkürzung der Metamorphose ist nun der Umstand, dass aus einem Naupliusstadium anscheinend plötzlich und unvermittelt ein Wesen entsteht, welches in seiner Lebensweise und dem in der Art des Lebens bedingten Bau auffällig von dem vorausgehenden Stadium abweicht. Zwar bleibt das Medium, in welchem die freie Ortsbewegung erfolgt, dasselbe, aber die Schnelligkeit der Bewegung ist doch ungemein

verschieden. Hier ein Nauplius mit schwach entwickelter Muskulatur, mit einem unpaaren, zu deutlicher Bildperception nicht befähigten Auge, mit gewaltigen Extremitätenpaaren, welche fast ungeheuerlich lange Schwimmborsten tragen, und mit Stachelfortsätzen des Körpers, welche an monströsen Dimensionen relativ fast Alles übertreffen, was die oft so bizarr gestalteten Crustaceenlarven dem überraschten Auge des Beobachters darbieten. Dort ein Puppenstadium, unfähig Nahrung zu erwerben, mit hoch entwickelten und zum deutlichen Sehen wohl eingerichteten Seitenaugen, mit 6 Paaren von kurzen Ruderfüssen und entsprechend kräftig ausgebildeten Extremitätenmuskeln, mit einer glatten zweiklappigen Schale, welche, aller Stachelfortsätze entbehrend, wohl geeignet ist, das Wasser rasch zu durchschneiden.

Die Unterschiede in der Lokomotion und der einer raschen resp. langsamen Bewegungsweise parallel gehenden Ausstattung mit Schwerkzeugen sind so sinnfällige, dass mir nur von diesem Gesichtspunkte aus der originelle Habitus der Nauplien verständlich erscheint. Man hat meist die Ausstattung derselben mit langen Lanzen auf ein Schutzbedürfnis zurückgeführt. So lauten wenigstens die Ansichten von Claus (1876 p. 79) und Balfour (1880 p. 467 Anm.). Ich muss indessen gestehen, dass ich nicht einzusehen vermag, wie die Nauplien sich ihrer Verfolger durch so schwer zu handhabende Lanzen zu erwehren vermögen. Nur die mit Stiletten und Giftdrüsen ausgestatteten Schildhörner können, wie dies Claus (1876 p. 80) und Hoek (1876 p. 73) wohl zutreffend vermutheten, als wirksame Angriffs- und Vertheidigungswaffen in Betracht kommen. Eher möchte man daran denken, dass Schwanz und Schwanzstachel als Steuer Verwerthung finden, insofern sie mit Flexoren ausgestattet sind. Das trifft sicherlich für die eben ausgeschlüpften, rasch beweglichen Nauplienstadien zu, welche nach Groom's Angaben (1894 p. 191) bei dem Beugen des Schwanzes sich überschlagen. Derselbe Autor hebt indessen hervor, dass die Lepadennauplien bereits nach der ersten Häutung ihre Bewegungen verlangsamen. Wenn wir nun bedenken, dass sie bis zum Eintritt in das Cypris-Stadium 6 Häutungen durchmachen, während welcher Anhänge von so monströser Länge sich herausbilden, dass sie einer raschen Bewegung direkt hinderlich sind, so dürfen wir wohl den physiologischen Werth des Schwanzes und Schwanzstachels für die Steuerung des Körpers nicht allzu hoch in Anschlag bringen. Das um so weniger, als unter Umständen der Rückenstachel dieselbe Länge wie der Schwanzstachel erreicht, ohne dass er mit Muskeln ausgestattet und zur Steuerung geeignet wäre. Die Bedeutung der langen Stacheln muss also auf einem andern Gebiete liegen, welches wir indessen erst dann vollauf zu würdigen lernen, wenn wir des physiologischen Werthes der drei Extremitätenpaare gedenken.

Auf den ersten Blick möchte man es für eine müssige Erörterung halten, dass Betrachtungen über den Werth von Körperanhängen angestellt werden, deren Bedeutung für die Lokomotion auf der Hand liegt. Wenn wir indessen bedenken, dass die Extremitäten-Muskulatur im Vergleich zu der mächtigen Entwicklung der paarigen Anhänge auffällig schwach entwickelt ist, und dass die Nauplien auf ihren späteren Stadien die rasche Ortsbewegung zu Gunsten einer flottirenden Lebensweise aufgeben, so wird es einleuchten, dass die Extremitäten vorwiegend für Ergreifen der Nahrung in Betracht kommen. Durch ihre überreiche Ausstattung mit Schwimm- und Fiederborsten werden sie zu einem Sieb umgemodelt, welches vorzüglich geeignet ist, Diatomeen, Radiolarien und Foraminiferen (deren Skelette thatsächlich im Darminhalte nachweisbar sind) zurückzuhalten und dem Munde zu überweisen. Da ich nun weiterhin nachzuweisen vermochte, dass die Extremitätennerven zu langgestreckten Ganglien anschwellen, welche mit End

zellen in Beziehung stehen, deren Achsenstränge die Schwimmborsten in ihrer ganzen Länge durchsetzen, so kann eine Sinnesperception (man wird wohl zunächst an Tastempfindungen denken) vermittelst der Extremitätenanhänge nicht in Abrede gestellt werden.

Allein die Beziehungen der Anhänge zum Nahrungserwerb und zur Sinnesempfindung scheinen mir immer noch nicht vollständig die monströse Entfaltung ihrer Fiederborsten zu erklären. Anhänge, welche wie lange Balancirstangen von den Gliedern der Extremitäten ausgehen, (ich zähle etwa 104 stärkere Fiederborsten an den 3 Extremitätenpaaren), sind mit einer raschen Ortsbewegung unvereinbar — ganz zu geschweigen von den lanzenförmigen Rücken- und Schwanzstacheln. Sie bedingen bei ihrer Feinheit und durch ihren reichen Besatz mit Fiederhaaren einen derartigen Reibungswiderstand, dass ein rasches Schwimmen unmöglich gemacht wird, ein Flottiren und Schweben dagegen in ausgezeichneter Weise vermittelt wird. Der physiologische Werth der bizarr verlängerten Fiederborsten und Stachelfortsätze des Körpers liegt vorwiegend in dem Reibungswiderstand, welcher in Anpassung an das Aufgeben einer raschen Ortsbewegung das Schweben in dem Seewasser ermöglicht.

Das Schwebvermögen der pelagisch lebenden Crustaceen.

Auf die Vorrichtungen, welche pelagischen Organismen ein Schweben in dem Wasser ermöglichen, ist man wohl zuerst durch die Entdeckung der Stachelfortsätze bei pelagisch flottirenden Foraminiferen *(Orbulina universa, Globigerina Murrayi)* aufmerksam geworden. Brandt hat in dem ersten Hefte dieser Zeitschrift (1887 p. 7) darauf hingewiesen, dass Radiolarienskelette mehrere Tage, selbst Wochen lang in der Schwebe bleiben wegen des Reibungswiderstandes der zahlreichen Kieselfäden. Er hat dann späterhin in der „Reisebeschreibung der Plankton-Expedition" (1892 p. 340 ff.) die Mittel erörtert, durch welche pelagische Organismen sich in der Schwebe erhalten und weist hier mehrfach auf den durch Oberflächenvergrösserung bedingten Reibungswiderstand hin. Besonders anziehend schilderte in demselben Werke Schütt die Schwebvorrichtungen der pelagischen Diatomeen. Da sie gerade für die pelagischen Crustaceen bisher kaum in Betracht gezogen wurden, so gestatte ich mir in dieser Hinsicht noch einige kurze Bemerkungen und gebe zunächst die Ausführungen von Brandt (1892 p. 350) wieder. „In der vielgestaltigen Abtheilung der Krebse überwiegt das Princip der Oberflächenvergrösserung. Bei manchen Ruderkrebsen z. B. treffen wir stark gefiederte und oft sehr lange Extremitäten an. Ferner sind die Sapphirinen und Phyllosomen zu papierdünnen Scheiben abgeplattet, die, horizontal im Wasser liegend, bei geringer Körpermasse dem Wasser bedeutenden Widerstand entgegensetzen. Andererseits ist der Körper des Flohkrebses *Rhabdosoma* derartig in die Länge gezogen, dass er bei seiner Durchsichtigkeit wie ein langer Glasfaden erscheint. Der Schwerpunkt liegt auch hier so, dass das Thier horizontal im Wasser liegt."

Was nun die Schwebevorrichtungen der pelagisch lebenden Crustaceen anbelangt, so hätten wir zunächst der Einrichtungen zu gedenken, welche zum Herabsetzen des specifischen Gewichtes dienen.

Bis jetzt ist noch kein Kruster bekannt geworden, welcher Luft in seinen Organismus aufnimmt, um sich in der Schwebe zu halten — es sei denn, dass man eine Erscheinung hierher

rechnet, welche bei manchen kleinen Entomostraken, z. B. *Evadne*, wohl jedem Beobacher des pelagischen Auftriebes aufgefallen ist. Sie flottiren nämlich ballonartig aufgetrieben oft in grossen Mengen auf der Oberfläche des Wassers vermittelst Luftbläschen, welche offenbar bei der Häutung zwischen die Schalen aufgenommen werden.

Weit verbreitet ist hingegen das Auftreten von Oeltropfen, welche durch ihr geringes specifisches Gewicht das Schweben ermöglichen. Die Cladoceren, Ostrakoden und Copepoden, aber auch manche Amphipoden und Larvenformen von Dekapoden sind oft so überreich und so constant mit Oeltropfen ausgestattet, dass gerade den mit relativ glatten Oberflächen versehenen Organismen das Schweben ermöglicht wird. Selbst abgeplattete Formen, wie die Sapphirinen, entbehren der Oeltropfen (und zwar in nahezu symmetrischer Vertheilung) nicht. Ueberhaupt scheint die Abplattung des Körpers ein Schweben nur unvollkommen zu ermöglichen, da wir sie stets mit anderen Einrichtungen combinirt finden, welche entweder ein Erleichtern des specifischen Gewichtes (Sapphirinen) oder eine Vermehrung des Reibungswiderstandes (spinnenartig verlängerte Beine der Phyllosomen) bedingen. Wenn die den Körper stark belastenden und immerhin specifisch ziemlich schweren Eier der Copepoden und die Embryonen von Cladoceren besonders reich an Oel- und Fetttröpfchen sind, so liegen hier gleichfalls Beziehungen zur Erleichterung des Gewichtes vor. Vielleicht darf ich bei dieser Gelegenheit auf die Thatsache aufmerksam machen, dass die von den genannten Entomostraken producirten Oeltropfen auch anderen Organismen zur Erleichterung des specifischen Gewichtes dienen. Bei Gelegenheit der Schilderung der Canarischen Siphonophoren habe ich (*Monophyidae* 1892 p. 148) darauf hingewiesen, dass die charakteristischen Oeltropfen in den Oelbehältern der Calycophoriden entschieden den vorwiegend zur Nahrung verwertheten Ostracoden und Copepoden entlehnt werden und nicht in dem Organismus der Siphonophoren entstehen.

Weit verbreitet ist unter den pelagischen Organismen die Ausbildung von Gallertsubstanz durch Aufnahme von Wasser, welche es bedingt, dass durch Volumvergrösserung ein Herabsetzen des specifischen Gewichts erfolgt. Unter den Crustaceen tritt freilich dieser Modus einer das Schweben begünstigenden Einrichtung zurück. Immerhin zeigen unter den Copepoden einige der Gattung *Copilia* zugehörige Arten, ferner einzelne Halocypriden bereits Andeutungen an ein Verhalten, welches namentlich die Hyperiden unter den Amphipoden auszeichnet. Manche derselben — so z. B. die von **Bovallius** beschriebene absonderliche Gattung *Mimonectes* (Fig. 1 pag. 102) — werden durch reichliche Ausbildung von Gallertsubstanz zu kugligen Gebilden mit auffällig schwach entwickelten Extremitäten umgemodelt.

Nicht hoch genug können wir für das Schwebvermögen der gesammten pelagisch lebenden Crustaceen die Oberflächenvergrösserung durch Körperanhänge und den durch sie bedingten Reibungswiderstand anschlagen. Die stabförmige Verlängerung des Körpers, wie sie nicht nur der Gattung *Xiphocephalus (Rhabdosoma)* unter den Amphipoden, sondern auch der Gattung *Setella* unter den Copepoden und dem absonderlichen *Leucifer* zukommt, die Ausstattung der Extremitäten mit langen Fiederborsten, die Stachelfortsätze am Kopf, Rücken und Schwanze, flügelförmige Verbreiterungen an den Seitentheilen oder wie ein Fallschirm wirkende Fächerfiedern: dies alles sind Einrichtungen, welche erst vollauf verständlich werden, wenn wir ihre Beziehungen zum Schwebvermögen in das Auge fassen. Aus der überreichen Fülle mögen nur einige hervorstechende Einrichtungen hier Erwähnung finden.

Fächerartig angeordnete Fiederborsten, welche wie Fallschirme wirken, kommen in reiz-

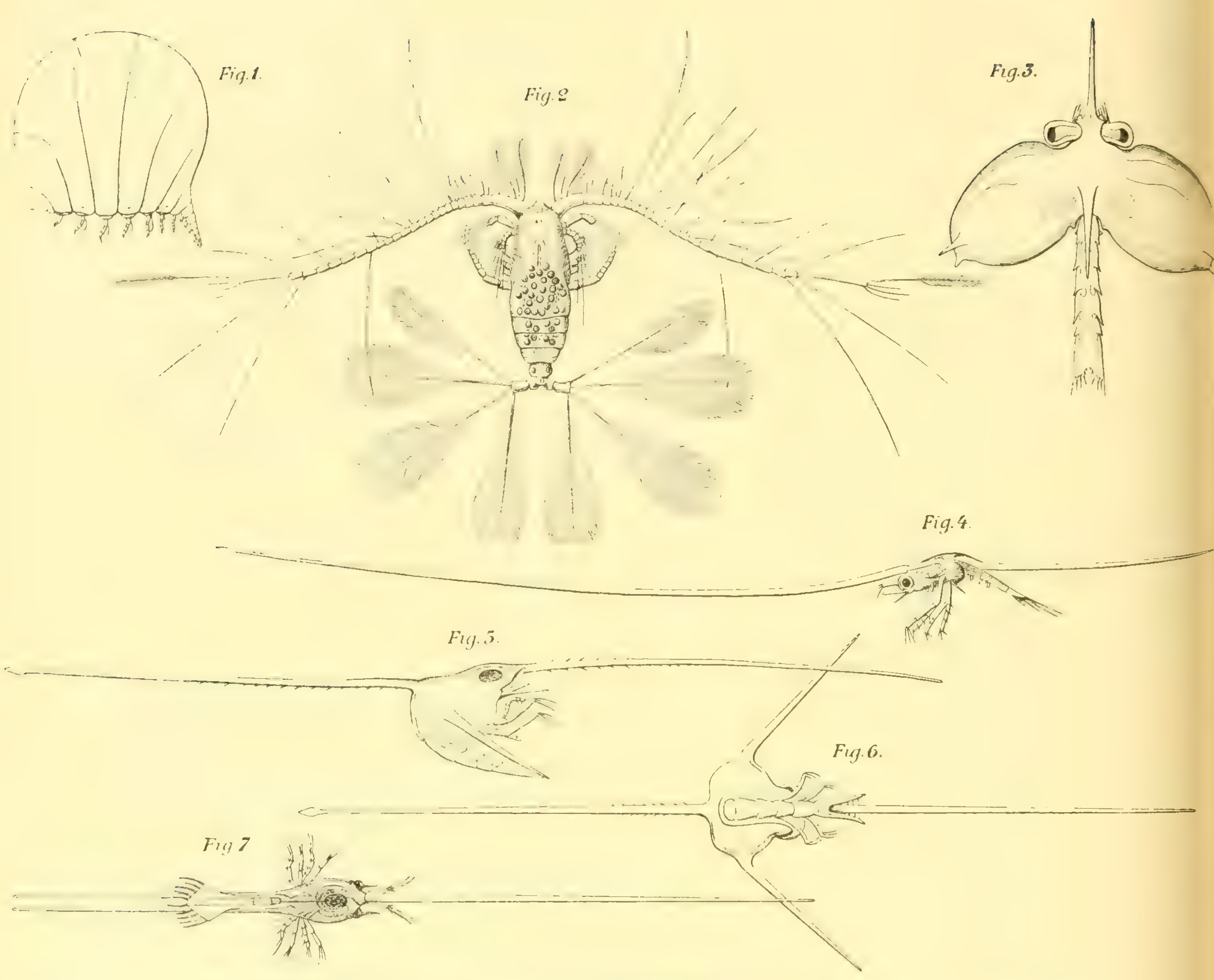


Fig. 1. *Mimonectes Steenstrupi*, nach C. Bovallius: *Amphipoda Hyperiidea* 1889. Fig. 2. *Calocalanus pavo*, nach Giesbrecht, Monogr d. pelagischen Copepoden 1892. Fig 3. Krabbenzoea nach Claus, Unters. z. geneal. Grundl. d Crustaceensystems 1876. Fig. 4 Zoea nach Claus l. c. Fig. 5 u. 6. Zoea von Brachyuren, von der Seite und von unten gesehen, nach Claus l. c. Fig. 7. Zoea nach F. Muller. Fur Darwin 1864.

voller Anordnung manchen Copepoden zu. *Eucalanus attenuatus* und *Augaptilus hecticus* besitzen sie an den Enden der grossen Antennen; bei *Copilia vitrea*, *Augaptilus filigerus*, *Hemicalanus mucronatus*, *H. ornatus*, *H. fertilis*, *Pontellina plumata* und *Oithona plumifera* schmücken sie die Extremitäten und den Schwanz und endlich gleichen bei dem *Calocalanus pavo* die metallisch glänzenden Furcalfiederborsten einem breiten Pfauenschwanze (Fig. 2). In der Ruhelage werden diese auch den *Hemicalanus*-Arten zukommenden „Pfauenschwanzfedern" gespreizt getragen; sie finden dann einen Gegenpart am vorderen Körperende in den langen, mit einfachen und gefiederten Borsten be-

setzten Antennen. Die enorm lange linksseitig entwickelte Furcal-Fiederborste des *Calocalanus plumosus* (sie soll nach Giesbrecht nahezu 6 mm messen) muss einer raschen Bewegung sehr hinderlich sein und dürfte das Thier in der Ruhestellung gewissermassen vor Anker legen.

Flügelförmige Verbreiterungen des Körpers, welche nach Art eines Fallschirmes wirken, sind unter den Larven der Schizopoden, des *Leucifer (Erichthina)*, der Stomatopoden und unter den Zoëen der Krabben weit verbreitet. Ich illustrire dieselben durch eine Copie, welche nach Claus eine Krabbenzoëa mit besonders auffällig verbreitertem Panzer darstellt (Fig. 3).

Wenn die Extremitäten nach Art von Spinnenfüssen auffällig verlängert sind und in der Ruhelage gespreizt getragen werden, so wirken sie in gewissem Sinne ebenfalls als Fallschirme. Dies gilt nicht nur für die oben geschilderten älteren Nauplien der Lepaden und für die abgeplatteten Phyllosomen, sondern auch für manche Schizopoden. Ich weise in dieser Hinsicht namentlich auf die pelagischen Mysideen der Tiefsee, auf die von Sars beschriebene Gattung *Euchaetomera*, auf die *Caesaromysis Ortm.* und auf die bizarre von mir im Mittelmeer entdeckte *Arachnomysis* hin. Bei ihnen sowohl, wie bei den an ein flottirendes Leben in besonderem Maasse angepassten Sciniden. Sergestiden und Euphausiden der Tiefsee wird das Schwebvermögen noch äusserst wirksam durch die monströse Entwicklung der Antennen unterstützt. Die von mir gegebenen Abbildungen im ersten Hefte dieser Zeitschrift (1887 Taf. IV) mögen das genannte Verhalten illustriren. Es versteht sich von selbst, dass in den hier erwähnten Fällen die gewaltige Verlängerung der Körperanhänge nicht lediglich dem Schwebvermögen zu gut kommt, sondern dass sie auch gleichzeitig für Nahrungsaufnahme und Sinnesperception in Rechnung zu ziehen ist.

Immerhin treten aber auch Einrichtungen uns entgegen, welche lediglich durch ihre Beziehungen zum Schwebvermögen verständlich werden. Es sind das einerseits dornartige Fortsätze des Chitinpanzers, welche namentlich den Larven der Sergestiden *(Acanthosoma, Elaphocaris)* ein geradezu abenteuerliches Aussehen verleihen, andererseits Balancirstangen, welche in Gestalt von Kopf-, Rücken- und Schwanzstacheln den Larven der Lepaden, den Polyphemiden und den Zoëalarven der Dekapoden zukommen. Sind die betreffenden Formen mit kräftigen Ruderfüssen versehen, so liegen die Balancirstangen, (welchen ich wohl mit Recht die Bedeutung von Angriffs- und Vertheidigungswaffen abspreche) horizontal in der Mediane und bedingen bei dem Durchschneiden des Wassers eine geradlinige Fortbewegung und einen geringen Widerstand. Dies trifft sowohl für die meisten Zoeen wie auch für den Kopfstachel des *Xiphocephalus* unter den Oxycephaliden zu. Es dürfte nun von Interesse sein, genauer die Art und Weise, wie der Körper an der langen Balancirstange aufgehängt ist, an einigen Beispielen zu erörtern. Damit zunächst der Schwerpunkt des Körpers nicht in die durch Kopf- und Schwanzstachel repräsentirte Balancirstange fällt und eine Rotation um die Längsachse ausgeschlossen ist, so wird er einseitig aufgehängt. Ist der Vorderkörper schwerer als der Hinterkörper, so ist der Kopfstachel länger als der Schwanzstachel (Fig. 4). Da der erstere einen grösseren Reibungswiderstand als der letztere bedingt, so compensirt er die durch den schwereren Vorderkörper bedingte Belastung und ermöglicht eine Fortbewegung in der Richtung der Horizontalen. Wird dagegen das Abdomen, wie bei den Krabbenzoëen, nach vorne geschlagen, so rückt der Körper in die Mitte der langen, durch Kopf- und Schwanzstachel hergestellten Balancirstange (Fig. 5). Die wagerechte Haltung wird entweder durch seitliche Stacheln und Dornen unterstützt (Fig. 6) oder es treten bei langsam beweglichen resp. nahezu unbeweglichen Larven (*Nauplius eques* Taf. VI Fig. 1)

jene enorm langen Rückenstachel auf, welche einerseits der Fortbewegung einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzen, andererseits vorwiegend die aufrechte Stellung unterstützen dürften. Derselbe Effekt (nämlich eine horizontale Lage des Körpers) wird auch dadurch erzielt, dass die Schwanzstacheln sich verdoppeln und parallel nach hinten verlaufen (Fig. 7).

Die wenigen Beispiele, welche ich hier herausgegriffen habe, mögen zeigen, in welch' unerschöpflich reichen Modifikationen die natürliche Züchtung Anpassungen an das Schwebvermögen schaffte. Sie bedingen oft merkwürdige Convergenzen im äusseren Habitus bei weit auseinander stehenden Formen: Anpassungen, welche durchaus nicht als der Ausdruck genetischer Verwandtschaft, (wie dies z. B. in der Benennung *Archizoëa* für die Lepadenlarven ausgedrückt werden sollte), sondern als Einrichtungen *sui generis* aufzufassen sind.

Litteraturverzeichniss.

Balfour, F., Handbuch der vergleichenden Embryologie, übersetzt v. Vetter. Bd. I. 1880.

Buchholz, R., Ueber Balanus improvisus Darw. II Abth. Entwicklungsgesch., in: Mitth. Naturw. Verein v. Neu-Vorpommern u. Rügen. 1. Jahrg. 1869 p. 15—40 Taf. I u. II.

Burmeister, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüsser, m. 2 Taf. Berlin 1834.

Chun, C., Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna, in: Bibliotheca zoologica, Heft I, 1887.

— Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise, II Abth., in: Sitzungsber. K. Pr. Akad. d. Wissensch. 1889 XXX. Taf. III.

Claparède, R. E., Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Mit 18 Taf. Leipzig 1863.

Claus, C., Die Cypris-ähnliche Larve (Puppe) der Cirripedien und ihre Verwandlung in das festsitzende Thier, mit 2 Taf., in: Schriften d. Gesellsch. z. Bef. d. ges. Naturwissensch. Marburg 1869. Suppl. Heft V.

— Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis u. Apus cancriformis, in: Abh. Ges. d. Wissensch. Göttingen. Bd. 18, 1873 m. 8 Taf.

— Untersuchungen zur Erforschung der genealog. Grundlage des Crustaceen-Systems m. 19 Taf. Wien 1876.

— Das Medianauge der Crustaceen m. 4 Taf., in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1891. a.

— Ueber das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen, in: Zool. Anzeiger 1891 b. p. 363—368.

Darwin, C., A Monograph on the sub-class Cirripedia, Ray Soc. The Lepadidae 1851, The Balanidae 1854.

Delage, Yves, Evolution de la Sacculine m. 9 Taf., in: Arch. Zool. Expériment. 2e Sér. T. XII p. 415—736, Taf. 22—30. 1884.

Dohrn, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 9. Eine neue Nauplius-Form (Archizoëa gigas), in: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 20, 1870 p. 597—606. Taf. 28—29.

Grobben, C., Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis m. 4 Taf., in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. III, 1881.

— Zur Kenntniss des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen, in: Sitzungsber. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Math. Naturw. Kl. Bd. 101, 1892 p. 237—274.

Groom, Th., On the early development of Cirripedia, in: Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 185, 1894 p. 119—232. Taf. 14—28.

Heider, K. in: Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Cap. XV. Crustaceen. Jena 1892.

Hoek, P. C., Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von Balanus, in: Niederländisches Archiv f. Zoologie. Bd. III 1876 p. 47, Taf. III u. IV.

— Report on the Cirripedia 1883, in: The Voyage of H. M. S. Challenger. Zool. Vol. VIII.

Krohn, A., Beobachtungen über die Entwicklung der Cirripedien, in: Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. 26. 1860 p. 1—8, Taf. 1.

Lang, A., Ueber die Metamorphose der Nauplius-larven von Balanus mit Rücksicht auf die Ge-

staltung d. Gliedmassen und die Verwandlung in die Cypris-ähnliche Larve, in: Mitth. d. Aargauischen Naturf.Gesellschaft. I. Heft, 1863 bis 1877, p. 104—115, Taf. I, 1876.

Müller, F., Für Darwin. Leipzig 1864.

Nussbaum, M., Anatomische Studien an Californischen Cirripedien, m. 12 Taf. Bonn 1890.

Pagenstecher, A., Untersuchungen über niedere Seethiere aus Cette. IX. Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Lepas pectinata, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 13. 1863 p. 86—106, Taf. 5 u. 6.

vom Rath, O., Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode, in: Berichte Naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 9, p. 137—164, Taf. 2. 1894.

Slabber, M., Natuurkundige Verlustigingen, Haarlem 1778, Zee-Luis (Monoculus marinus) p. 63, Taf. 8 Fig. 3.

Thompson, John Vaughan: Zoological researches and illustrations, or a natural history of nondescript or imperfectly known animals. Vol. I p. I Cork Mem. 4. On the Cirripedes or Barnacles. (Die Jahreszahl ist nicht angegeben, wahrscheinlich dürfte das Werk 1830 erschienen sein.)

v. Willemoes-Suhm, R., On the development of Lepas fascicularis and the „Archizoëa“ of Cirripedia. Read 9. Dec. 1875, in: Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 166, 1876, p. 131—154, Taf. 10—15.

Viertes Kapitel.

Die secundären Geschlechtscharaktere der Männchen von Phronima.

Mit Tafel VII und VIII.

Inhaltsverzeichniss.

IV. Kapitel.

Die secundären Geschlechtscharaktere der Männchen von Phronima.

I. Historische und biologische Bemerkungen.

Die Mittheilungen, welche ich in diesem Kapitel zu geben beabsichtige, wurden durch die Wahrnehmung veranlasst, dass das Männchen der im Mittelmeer gemeinen und wahrscheinlich kosmopolitischen *Phronima sedentaria Forsk.* bisher unbekannt geblieben war. Zu dieser Erkenntniss kam ich durch die Untersuchung einer atlantischen *Phronima*-Art, welche ich vereinzelt fast in jedem Zuge mit dem offenen, in grössere Tiefen (bis zu 1500 Meter) versenkten Schwebnetze auf der Fahrt durch den Golf von Biscaya nach den Canarischen Inseln im September 1887 auffand. Durch die prächtige rosenrothe Färbung der Bauchseite, der breiten Basalglieder der Pleopoden und der vier Endglieder des zur Greifhand umgebildeten fünften Brustfusspaares fiel die neue Phronimide (Taf. VIII, Fig. 1) auf den ersten Blick auf. Auch während des Dezembers 1887 gelang es mir vor Las Palmas (Gran Canaria) mit den bis zu 450 Meter Tiefe versenkten Netzen dieselbe Art zu erbeuten. Von besonderem Interesse waren mir die letztgenannten Exemplare, weil sich unter ihnen nicht nur jüngere Vertreter beider Geschlechter, sondern auch ein erwachsenes Männchen von 8 mm Länge (excl. die Antennen) vorfand, das ich auf Taf. VIII, Fig. 2 abbilde. Schliesslich erwähne ich noch, dass im Februar 1888 ein grosses Weibchen vor Orotava an der Oberfläche erschien, welches nach Art der *Phronima sedentaria* mit seiner Brut in einem Gehäuse (und zwar in der unteren Schwimmglocke einer Siphonophore, nämlich der *Abyla trigona*) festsass. Es war dieses Weibchen bei einer Länge von 11 mm zugleich das grösste erbeutete Exemplar.

Ich beschrieb diese Phronimide unter dem Namen *Phronima Diogenes* in meinem Reiseberichte (1889, p. 9—13) und ersah erst späterhin, dass sie in demselben Jahre, wo ich sie auffand, durch Bovallius (1887, No 16, p. 25) unter dem Namen *Phronima Colletti* in die Wissenschaft eingeführt worden war. Eine ausführliche Charakteristik der neuen Art veröffentlichte späterhin Bovallius — allerdings nur nach äusseren Merkmalen — in seiner trefflichen Monographie der *Amphipoda Hyperiidea* (1889, p. 378—382).

Die genauere Untersuchung des erwachsenen Männchens der *Phronima Colletti* ergab nun die bemerkenswerthe Thatsache, dass es durchaus mit jenen männlichen Phronimiden übereinstimmt, welche Claus (1872, p. 333—337, Taf. 26 und 27) als Männchen der *Phronima sedentaria* schilderte. Wir verdanken ja diesem bewährten Crustaceenforscher die Entdeckung der männlichen *Phronima* in einem Hyperidenmateriale, welches im Atlantischen Ocean und an den Küsten

Chili's gesammelt worden war. Claus gab eine eingehende Charakteristik vom Bau der erwachsenen und jugendlichen Männchen, indem er nicht nur die Struktur der Hoden, den Bau der Mundwerkzeuge und Fusspaare, sondern auch die allmähliche Entwicklung der Antennen in den Kreis der Betrachtung zog. Die Greifhand des fünften Beinpaares, welche gerade für die Artunterscheidung von besonderem Werthe ist, bildete er späterhin in seinen ausgezeichneten Studien über den Organismus der Phronimiden (1879, Taf. II, Fig 14) nochmals ab.

Da nun die von mir erbeuteten Männchen der *Phronima Colletti* in jeder Hinsicht mit den von Claus beschriebenen und nach dem damaligen Stande der Kenntnisse wohl nicht mit Unrecht auf *Phronima sedentaria* bezogenen Männchen übereinstimmten, so kam ich auf die Vermuthung, dass das Männchen der *Phr. sedentaria* überhaupt noch nicht bekannt geworden sei. Denn schwerlich konnte man annehmen, dass zwei Phronimiden-Arten, welche in ihren weiblichen Vertretern sich durch constante Merkmale auffällig unterscheiden, identisch gestaltete Männchen aufweisen möchten.

Ich unterzog daher das Phronimidenmaterial, welches ich früherhin in grösseren Tiefen des Mittelmeeres erbeutet hatte, einer genaueren Prüfung und war bald so glücklich, das bisher unbekannt gebliebene Männchen der *Phronima sedentaria* aufzufinden (1889, p. 12 [530], Taf. III, Fig. 7). Allerdings griff ich anfänglich insofern fehl, als ich die kleinen Männchen für vollständig ausgebildete Individuen hielt und auf Grund jugendlicher Charaktere schärfer die Unterschiede zwischen den Männchen der *Phr. Colletti* und *Phr. sedentaria* hervorzuheben versuchte. Erst späterhin gelang es mir, auch die völlig entwickelten geschlechtsreifen Männchen unter Umständen aufzufinden, welche immerhin für die Biologie dieser originellen Wesen einiges Interesse darbieten. Da ich nämlich nach früheren Erfahrungen voraussetzen durfte, dass die Männchen der *Phr. sedentaria* im Frühjahr an die Oberfläche aufsteigen möchten, so bat ich Prof. Carl Vogt, mir aus Villafranca Material an Phronimiden zuzusenden. Sie erschienen dort während des März und April 1889 in ungewöhnlich reicher Zahl. Zu meiner Freude fand ich in dem Inhalt einer am 19. April gefischten Sendung neben zehn weiblichen Exemplaren der *Phr. sedentaria* nicht weniger denn sieben Männchen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Es fiel mir auf, dass jedes der Männchen in einem Gallerttönnchen eines Weibchens steckte. Da nur zehn mit Weibchen und junger Brut besetzte Tönnchen in der Sendung vorhanden waren, so dürfte die auch von Claus geäusserte Vermuthung sich bestätigen, dass die Männchen zur Zeit ihrer völligen Geschlechtsreife keine eigenen Gehäuse zum Aufenthalt benützen. Indessen will ich doch nicht verfehlen zu erwähnen, dass eine kleine *Phronima*, welche Dr. Braem am 22. März 1889 in Villafranca an der Oberfläche fischte, sich als ein junges Männchen erwies, das in einem *Pyrosoma*-Tönnchen steckte. An den Canarischen Inseln habe ich frei schwimmende junge Männchen, die niemals in Gehäusen sich bargen, bereits vom Januar bis zum März an der Oberfläche beobachtet.

Da nun während des Sommers die Phronimiden von der Oberfläche verschwinden, so dürfte ihr Lebenslauf an der Hand der soeben mitgetheilten Thatsachen sich folgendermaassen gestalten. Die junge Brut, welche man im Ausgange des Winters und im Frühjahr in allen Entwicklungsstadien in den Gallerttönnchen der Weibchen findet, verlässt mit Beginn des Sommers die schützenden Gehäuse und sinkt in grössere Tiefen herab. Dort findet man sie zu jenen Zeiten, wo sie an der Oberfläche fehlen, ziemlich zahlreich und zwar sowohl in männlichen wie in weiblichen Exemplaren. Sie wachsen bis zu einer Länge von 10 mm heran und dann beginnen

zunächst die Weibchen, nachdem sie vorher ein schützendes Gehäuse von Pyrosomen, Salpen oder Siphonophoren erbeutet und für ihre Zwecke hergerichtet haben, im Laufe des Winters an die Oberfläche aufzusteigen. Zur Zeit der Geschlechtsreife — im Mittelmeer im Frühjahr, an den Canarischen Inseln bereits von Januar an — treten auch die Männchen an der Oberfläche auf. Diese scheinen nur in Ausnahmefällen sich in Gehäusen zu bergen; jedenfalls verlassen sie dieselben, indem sie zum Zwecke der Begattung die Weibchen in ihren Gehäusen aufsuchen. Während dieser kurzen Zeit erreichen sie eine Länge von etwa 12 Millimetern, indem sie gleichzeitig rasch ihre Antennen vollständig ausbilden. Sie erlangen daher niemals die Dimensionen der bedeutend grösseren Weibchen, von welch' letzteren ich Exemplare fing, welche nahezu 40 Millimeter maassen. Aus diesen auffälligen Grössenunterschieden scheint mir hervorzugehen, dass die Männchen nach der Begattung zu Grunde gehen, während nicht alle Weibchen nach dem Ausschlüpfen der Brut absterben, sondern in die Tiefe sinken, um im nächsten Jahre wiederum an der Oberfläche zu erscheinen.

Einen kurzen Abriss über die Gestalt der geschlechtsreifen Männchen habe ich im Zoologischen Anzeiger (1881, p. 378—381) gegeben. Ich gestatte mir nun, ausführlicher die secundären Geschlechtscharaktere der Männchen von *Phronima sedentaria* und *Colletti* zu schildern, indem ich gleichzeitig Bemerkungen über die Unterschiede der beiden *Phronima*-Arten einflechte. Wenn ich mich wesentlich auf die Erörterung der secundären Geschlechtscharaktere beschränke, so geschieht dies hauptsächlich im Hinblick auf die trefflichen Studien von Claus, welche ziemlich erschöpfend ein Bild der inneren Organisation der Phronimiden geben.

2. Das erste Antennenpaar.

a. *Morphologie.*

Seitdem Spence Bate (1862 und 1863) mit Nachdruck auf den hohen Werth der Antennenbildung für die systematische Gliederung der formenreichen Hyperinen hingewiesen hat, stimmten ihm die neueren Crustaceenforscher in dieser Hinsicht durchaus zu. Wer etwa einen Blick auf die Systeme der Hyperinen, wie sie Claus (1887), Stebbing (1888) und Bovallius (1887, 1889) aufgestellt haben, wirft, der überzeugt sich, dass die Gestaltung der Antennen einen Charakter abgibt, welcher in erster Linie für die Umgrenzung grösserer systematischer Kategorieen Verwerthung findet.[1]) Dies gilt nicht zum wenigsten für die Phronimiden mit ihrem fast einzig dastehenden Dimorphismus der Antennen bei beiden Geschlechtern. Nach-

[1]) Bovallius gibt neuerdings (1890, p. 14) mit Rücksicht auf die Gestaltung der ersten Antennen folgende Eintheilung der *Amphipoda Hyperiidea*:

I. *Hyperiidea recticornia.*

The first pair of antennae are fixed at the anterior part of the head, they are straight, the first joint of the flagellum is large, the following few in number and terminal.

II. *Hyperiidea filicornia.*

The first pair of antennae are fixed at the anterior part of the head, they are straight, the first joint of the flagellum is large, the following many in number (♂) filiform and terminal.

III. *Hyperiidea curvicornia.*

The first pair of antennae are fixed at the inferior part of the head, they are curved (♂), the first joint of the flagellum is very large, the following few in number and subterminal (♂).

dem Claus das Männchen der von ihm entdeckten *Phronimella elongata* mit seinen mächtig entwickelten beiden Antennenpaaren aufgefunden hatte, war es sehr wahrscheinlich geworden, dass auch bei der Gattung *Phronima* an Stelle der auffällig rückgebildeten Antennen des Weibchens lange Fühler bei dem Männchen auftreten möchten. Diese Vermuthung wurde denn auch bald durch die Entdeckung der Phronimidenmännchen bestätigt, deren beide Antennenpaare mit den langen Geisseln fast durchaus mit jenen der männlichen Phronimellen übereinstimmen.

Was nun zunächst das erste (obere) Antennenpaar anbelangt, so setzt sich die Antenne bei dem Weibchen bekanntlich aus nur zwei Gliedern zusammen, von denen das unterste (proximale) kurz bleibt, während das obere (distale) keulenförmig anschwellend mit einzelnen grossen schlauchförmigen Spürhaaren besetzt ist. Anders liegen, wie Claus (1872) nachwies, die Verhältnisse bei dem Männchen. An Stelle des unansehnlichen weiblichen Fühlfadens tritt ein Gebilde, welches durch seine Gliederung, durch seine Länge und überreichen Besatz mit Spürhaaren imponirt. Ich finde bei völlig erwachsenen Männchen der *Phronima sedentaria* die erste Antenne (Taf. VII, Fig. 7) aus drei basalen Gliedern, aus einem mächtig entwickelten kolbenförmigen und mit Spürhaaren übersäten Mittelglied und aus sieben, eine schlanke Geissel bildenden Endgliedern zusammengesetzt. Nach den übereinstimmenden Angaben von Claus und Bovallius (1889, p. 381), welche ich an dem mir vorliegenden erwachsenen Exemplar bestätigt finde, zeigt die männliche Antenne von *Phr. Colletti* fünf bis sechs Endglieder, während sie im übrigen durchaus jener der *Phr. sedentaria* gleicht.

In der Deutung der Antennenglieder ergibt sich freilich insofern eine Meinungsverschiedenheit, als Claus das mit Spürhaaren besetzte kolbenförmige Mittelglied bei der weiblichen *Phronima* als zweites, bei der männlichen als viertes Schaftglied in Anspruch nimmt, während Bovallius dasselbe als erstes Geisselglied — ohne freilich für seine Ansicht spezielle Gründe anzuführen — betrachtet. Beide Forscher haben ihre Anschauungen consequent auch auf die übrigen Phronimiden und auf die Platysceliden übertragen. (Claus 1887, p. 5—7, Bovallius 1890, p. 24). Wenn ich im Gegensatze zu Gerstaecker (1883, p. 299), welcher sich Claus anschloss, der Auffassung von Bovallius beipflichte, so gestatte ich mir, folgende Gründe hiefür geltend zu machen.

In erster Linie betone ich, dass die Nebengeisseln in allen Fällen, wo sie ausgebildet werden, dem dritten basalen Gliede aufsitzen. Dieses Verhalten scheint mir einen bündigen Beweis für die Richtigkeit der Anschauung, dass das kolbenförmige Glied als erstes Geisselglied aufzufassen ist, abzugeben. Wollte man es als Schaftglied in Anspruch nehmen, so wäre die Thatsache unverständlich, dass die Nebengeissel sich unterhalb desselben anheftet. Abgesehen von den Gammariden und Synopiden treten solche Nebengeisseln — wenn auch in rudimentärer Form — bei einigen Hyperinen auf, welche gerade für die Beurtheilung der Phronimidenantenne besonders lehrreich sind. Bovallius bildet nämlich die Nebengeissel von einigen Lanceoliden (1887, *Lanceola Sayana* und *L. felina*, Taf. IV, Fig. 4, Taf. V, Fig. 15) ab, deren kolbenförmiges mittleres Antennenglied nicht nur auffällig jenem der Phronimiden ähnelt, sondern auch oberhalb der Nebengeissel dem dreigliedrigen Schafte aufsitzt.

Einen weiteren Beweis für die eben vorgetragene Auffassung erblicke ich in der Thatsache, dass die zur Bewegung der Antenne dienenden Muskeln stets nur in den Schaftgliedern, niemals aber in den Geisselgliedern zur Ausbildung gelangen. Es ist dies ein Verhalten, welches zwar für einzelne Gruppen (so von P. Mayer für die Caprel-

liden, von Claus für die Phronimiden und Platysceliden richtig dargestellt wurde, in seiner allgemeinen Giltigkeit für die gesammten Malakostraken indessen — wie mir scheint — noch nicht betont wurde. Für die Schizopoden werde ich noch Gelegenheit nehmen, den Mangel von Muskeln in den Geisselgliedern zu betonen, und so sei nur für den speziell uns interessirenden Fall darauf hingewiesen, dass niemals in den kolbenförmig angeschwollenen Gliedern der Hyperinen Muskeln auftreten, welche dieselbe zu Schaftgliedern stempeln. Wenn ich demnach in Abrede stelle, dass den Hyperinen vier Schaftglieder zukommen, so glaube ich gleichzeitig auf Grund dieser Deduktionen für die gesammten Malakostraken die normale Zahl der Schaftglieder an den Vorder-Antennen auf drei ansetzen zu dürfen.

In einzelnen Fällen tritt nun allerdings eine Reduktion der Schaftglieder ein, und ein besonders auffälliges Beispiel bieten uns gerade die weiblichen Phronimiden mit ihrem nur in der Einzahl auftretenden Schaftgliede dar. Wie sich nun aus dem Vergleich mit der jugendlichen ersten Antenne des Männchens und aus dem Verlauf der dem Schaftglied eingelagerten Muskeln ergibt, so enthält dieses *in nuce* die drei Schaftglieder des ausgebildeten Männchens. Dasselbe Verhalten gilt auch andererseits für das einzige kolbenförmige Geisselglied des Weibchens, welches wiederum dem entsprechenden Gliede des jugendlichen Männchens homolog ist.

Die jüngsten Stadien der männlichen Vorder-Antennen von *Phr. sedentaria*, welche mir zu Gesicht kamen (Taf. VII, Fig. 6), entsprechen genau dem bereits von Claus (1872, Taf. 27, Fig. 6) für *Phr. Colletti* geschilderten Verhalten. Die Antenne sitzt einem zapfenförmigen Wulst der Stirnseite auf und besteht aus dem einzigen Schaftgliede (st.) und aus dem kolbenförmigen Geisselgliede (fl.). Das Schaftglied ist mit Muskeln ausgestattet, während das Endglied solcher entbehrt und dafür auf der dem Kopfe zugewendeten Fläche einen Schopf von sechs bis acht schlauchförmigen Sinneshaaren (s.) trägt. Diese sitzen einem Ganglion auf, zu dem der deutlich sich abhebende Antennennerv verstreicht. Da die distale Partie der Sinneshaare späterhin auf die schmächtigen zweiten und dritten Geisselglieder zu stehen kommt, so dürfte also das verjüngte Ende des kolbenförmigen Gliedes als Bildungsheerd für die gesammten terminalen Geisselglieder aufzufassen sein.

Bei Männchen der *Phr. sedentaria* von 8 mm Länge zerfällt der Schaft zunächst in zwei und späterhin in drei Glieder, indem zuerst das distale Glied selbständig wird und späterhin das basale eine Zweitheilung erfährt. In die drei Schaftglieder sind (Taf. VII, Fig. 7 st. I, II, III) sieben Muskeln eingelagert, welche die Extension, Flexion und die seitlichen Bewegungen der Antenne vermitteln. Zwei kräftige Muskeln inseriren sich an dem Stirnzapfen und strahlen in das erste Schaftglied ein; die übrigen verstreichen vom ersten zum zweiten Schaftgliede, während nur einer vom ersten Glied weit in das dritte übergreift.

Da ich in dem einzigen Schaftgliede der weiblichen Vorder-Antenne ebenfalls 7 Muskeln in ähnlicher Anordnung nachzuweisen vermag, so glaube ich gerade aus diesem Verhalten schliessen zu dürfen, dass das weibliche Schaftglied *in toto* den drei männlichen homolog ist. Gleichzeitig werden die distalen Geisselglieder angelegt, indem das Ende des kolbenförmigen Gliedes sich peitschenförmig vorzieht und allmählich in drei bis fünf und schliesslich bei den grössten Exemplaren von 12 mm Länge in sieben Glieder zerfällt (Taf. VII, Fig. 7, 2 .... 8). Die einzelnen Glieder nehmen successive an Länge zu, während gleichzeitig ihr Querschnitt abnimmt. Sie bilden einen peitschenförmigen Anhang, der sich frühzeitig bogenförmig gegen die Medianebene des Körpers krümmt, so dass schliesslich die beiden Endgeisseln sich überschneiden (Taf. VII, Fig. 3).

An ihrem Innenrande sind die sieben Terminalglieder mit Sinneshaaren besetzt, welche sich an den beiden Endgliedern zu je drei Paaren büschelförmig gruppiren (Taf. VII, Fig. 14). — Ein Theil der schon früher erwähnten schlauchförmigen grossen Sinneskolben (s.) rückt auf die beiden proximalen Endglieder (2 und 3) über; die Zahl der Kolben fand ich hier sehr variabel und zwar gelegentlich an den beiden Antennen desselben Individuums verschieden. Gewöhnlich trägt das erste Peitschenglied einen oder zwei, das zweite vier Kolben, doch fand ich bei einigen erwachsenen Männchen auch jedes der beiden Glieder mit drei Kolben ausgestattet. Diese Sinneskolben stehen auf der dorsalen Fläche der genannten Glieder und bilden mit den hinter ihnen gelegenen Kolben des grossen ersten Geisselgliedes eine langgezogene Reihe von Spürfäden.

Was nun den weitaus bedeutungsvollsten Abschnitt der ersten Antenne, nämlich das mächtige erste Geisselglied, anbelangt, so hebe ich zunächst hervor, dass dasselbe bei dem grössten Männchen der *Phronima sedentaria* eine Länge von nahezu zwei Millimetern (1,8 mm) erreicht. Die Länge der ganzen Antenne beträgt bei demselben 3,2 mm, von denen 1 mm auf die sieben Terminalglieder kommt. Es ist also das erste Geisselglied auch bei den ausgebildeten Männchen länger, als Schaft und Terminalglieder zusammengenommen. Sein Querschnitt ist oval und zwar sind seine beiden Schmalseiten nach innen und aussen, seine Breitseiten nach oben (dorsalwärts) und unten (ventralwärts) gewendet (Taf. VII, Fig. 8). Es verjüngt sich nur wenig in distaler Richtung und läuft an der distalen Innenseite (der Medianebene zugekehrt) in einen stumpfen, zapfenförmigen Fortsatz aus. Seine Breitseiten (nicht aber die Schmalseiten) sind mit einem dichten Pelz feiner Spürhaare (s') übersät, welche in regelmässigen, schräg über das Antennenglied verlaufenden Querreihen angeordnet sind. Die grossen, schlauchförmigen Sinneskolben (s.), wie sie auch auf den beiden nachfolgenden Geisselgliedern stehen, heben sich deutlich von dem Pelze feinerer Spürhaare ab. Sie stehen dorsal auf dem letzten Viertel des Gliedes und treten in wechselnder, aber beschränkter Zahl auf. Während ich deren bei einem erwachsenen Männchen nur drei zählte, so konnte ich bei anderen sechs resp. sieben nachweisen. Rechnet man ihnen noch die auf den nachfolgenden Geisselgliedern stehenden Sinnesschläuche hinzu, so ergibt sich eine zwischen acht und zwölf schwankende Gesammtzahl.

Claus hat bereits richtig hervorgehoben, dass einerseits die Antenne von einem Nerv (n.) durchzogen wird, welcher unterhalb der schlauchförmigen Sinneshaare zu einem Ganglion (ga.) anschwillt, und dass andererseits die letzteren weit früher angelegt werden als der Pelz feiner Spürhaare. Ich vermisse die Spürhaare an Geisselgliedern, welche eine Länge von bereits 1,2 mm erreicht haben; sie scheinen erst bei den letzten Häutungen während des Aufenthaltes in den Tönnchen der Weibchen wie mit einem Schlag ausgebildet zu werden.

b. *Histologie des ersten Geisselgliedes.*

Was nun den feineren Bau des ersten Geisselgliedes anbelangt, so glaube ich auf eine Anzahl von eigenartigen und bisher unbekannt gebliebenen Strukturverhältnissen hinweisen zu können. Immerhin möchte ich bemerken, dass einen sicheren Entscheid über manche Fragen erst die Anwendung der neueren Methoden — insbesondere der auch kürzlich durch vom Rath (1894) für die nervösen Endapparate mit überraschendem Erfolg eingeführten Golgi'schen Methode — liefern wird. Da meine Untersuchungen vor mehr als zwei Jahren angestellt wurden, so beschränke ich mich mehr auf die Schilderung der topographischen Verhältnisse, wie sie auf Schnitten durch mit Chromosmiumsäure, Alkohol und Sublimat conservirten Antennengliedern hervortreten.

und überlasse den definitiven Entscheid über den Verlauf der nervösen Fasern Jenem, welcher — glücklicher als ich selbst — in die Lage kommen sollte, die modernen Untersuchungsmethoden auf diese sicherlich recht instruktiven Objekte anzuwenden.

Legt man Querschnitte durch die ersten Geisselglieder, so erweisen sich diese letzteren, wie oben hervorgehoben wurde, als oval gestaltet (Taf. VII, Fig. 8 und 9). Die Längsachsen beider Ovale bilden keine gerade Linie, sondern würden bei ihrer Verlängerung in stumpfem Winkel zusammenstossen. An jedem Glied lässt sich eine innere (der Medianebene zugekehrte) und eine äussere Schmalseite, eine obere (dorsale) und untere (ventrale) Breitseite nachweisen. Jede einzelne dieser Flächen ist durch Einlagerung von Bildungen charakterisirt, welche den anderen fehlen.

Zunächst hebe ich hervor, dass der Antennennerv (n.) in Gestalt eines breiten und dünnen Bandes längs der Dorsalfläche verstreicht und ihr sich direkt anheftet. Er ist in seiner ganzen Länge fein fibrillär gestreift und auf der Aussenfläche hie und da mit lang ovalen Kernen (sie messen in der Länge 0,014—0,02 mm) belegt. Unterhalb der Insertion der grossen kolbenförmigen Sinneshaare schwillt er zu einem Ganglion (Fig. 9 und 12 ga.) an, welches bis in die zweiten und dritten Geisselglieder sich verfolgen lässt. Die Kerne des Ganglions sind rund, fein granulirt und von verschiedener Grösse. Im Durchschnitt messen sie 0,007 mm, doch kommen auch zwischen ihnen halb so grosse und namentlich in der Nähe der Chitinlamelle doppelt so grosse Kerne vor. Zellgrenzen vermochte ich im Ganglion nicht zu erkennen, wohl aber feine Pigmentkörnchen, welche bald zerstreut, bald zu kleinen Häufchen gruppirt auftreten.

Aus diesem Ganglion sammeln sich feine Fibrillenzüge (Fig. 12 f.) zu einem kegelförmigen Strang, welcher in die Basis der grossen Sinneskolben eintritt und sie als Achsencylinder durchzieht. Der Basalabschnitt der Kolben wird durch eine eigenthümliche Faltung der Chitinlamelle hergestellt, insofern die distale Partie sich wie ein Kleiderhaken (Fig. 12 x.) krümmt, während die proximale stempelförmig den Porus, durch welchen die Fibrillen in den dünnwandigen Kolben einstrahlen, verengt. In fast identischer Form kehrt diese Gestaltung des Basalabschnittes an den bald zu erwähnenden feinen Spürborsten wieder.

An jenen Stellen, wo das Ganglion nicht mit der Matrix des Chitinpanzers zusammenhängt, wird die äussere Schmalseite des ersten Antennengliedes von einem polyedrischen Plattenepithel ausgekleidet.

Ein recht origineller Zellstrang (Fig. 8 und 9 gl, Fig. 13) charakterisirt weiterhin die innere Schmalseite des Antennengliedes, soweit diese von Spürhaaren frei bleibt. Von der Basis des Gliedes bis zu seiner Spitze verstreicht nämlich ein im Mittel 0,04 mm breiter Strang von polyedrischen, fein granulirten und gelegentlich mit grossen Vakuolen ausgestatteten Zellen, deren intensiv sich färbende Kerne durchschnittlich 0,01 mm messen. An ihren freien Rändern sehen diese auffälligen Zellen oft wie angenagt aus. Ueber ihre Bedeutung vermag ich keinen entscheidenden Aufschluss zu geben; man möchte sie für Drüsenzellen halten, wenn nicht der Mangel von Ausfuhrgängen einer solchen Deutung im Wege stünde. Da ich die Männchen der *Phronima sedentaria* nicht lebend beobachtete, so will ich immerhin hervorheben, dass gerade an jenen Stellen, wo der Zellstrang auftritt, bei dem Männchen der *Phr. Colletti* besonders lebhaft eine rothbraune Pigmentirung auftritt, die freilich bei der Conservirung der Objekte rasch verblasste.

Die Breitseiten der Antennenglieder sind mit einem mächtigen mehrschichtigen Epithel bedeckt, welches gegen die äussere Schmalseite sich abflacht und im Mittel eine Dicke von

0,07 mm erreicht. Schon bei Betrachtung mit schwachen Systemen wird es klar, dass es sich hier um zwei verschiedene Zellschichten, eine innere dünnere (Fig. 9 und 10 ga'), und eine äussere dickere (sens.) handelt. Die innere Lage wird aus polyedrischen Zellen gebildet, deren kuglige Kerne im Mittel 0,005 mm messen. Da die Zellen an der Berührungsfläche mit der äusseren Schichte faserförmige Fortsätze in die letztere abgeben (Taf. VII, Fig. 11), so glaube ich nicht fehl zu greifen, wenn ich sie als Ganglienzellen in Anspruch nehme, welche im Allgemeinen zu einer zweischichtigen Lage sich gruppiren.

Von besonderem Interesse ist nun jene dicke äussere Zellschichte, welche direkt unterhalb des Pelzes von Spürhaaren sich ausbildet. Mag man sie als Sinneszellen oder Ganglienzellen oder als „Sinnesnervenzellen" (vom Rath) bezeichnen, so ist jedenfalls klar, dass sie es sind, deren fibrilläre Ausläufer (Fig. 10 f.) sich sammeln, um als Achsenfäden in die Spürhaare einzustrahlen. Thatsächlich sitzt denn auch unterhalb jedes Spürhaares wie eine Traube eine Gruppe spindelförmiger Zellen, deren Grenzen freilich meist recht undeutlich sind. Am besten heben sich noch die spindelförmigen Contouren der tieferen Zellen ab, deren Kerne meist lang oval ausgezogen sind. An den oberen Zellen einer Traube mit ihren mehr rundlichen und oft auch kleineren Kernen fällt es ungemein schwer, scharfe Contouren wahrzunehmen. Dazu kommen noch rundliche Kerne (Fig. 10 ma.), welche unterhalb der Chitinmembran liegen und offenbar den gewöhnlichen Matrixzellen zugehören. Deutlich sieht man nun, wie die feinen Fibrillen, in welche die tieferen Zellspindeln sich ausziehen, zu einem Strange sich sammeln, welcher in je ein Spürhaar (s.) eintritt. Dass die letzteren in schräg über das erste Geisselglied verlaufenden Querreihen stehen, wurde bereits oben hervorgehoben, und so begnüge ich mich auch weiterhin mit dem Hinweis, dass die Chitinlamelle an der Insertionsstelle der Haare genau dieselbe Struktur erkennen lässt, welche von der Basis der grossen Sinneskolben geschildert wurde. Die Spürhaare erreichen eine Länge von durchschnittlich 0,2 mm, während die Sinneskolben etwas kürzer bleiben; beide werden von dem bekannten Achsenfaden bis zu ihrer geschlossenen Spitze durchzogen. Aus ihrem verschiedenen Habitus und der verschiedenen Art der Innervirung lässt sich erschliessen, dass sie auch funktionell nicht gleichwerthig sind. Ein Entscheid würde sich freilich erst dann führen lassen, wenn man in die glückliche Lage käme, männliche und weibliche Phronimiden (welch' letzteren ja der Pelz von Spürhaaren fehlt) experimentell zu prüfen.

Ueber den vorauszusetzenden Zusammenhang zwischen den Fibrillen des Nervenbandes und jenen, welche aus dem dicken Ganglien- resp. Sinnespolster in die Spürhaare einstrahlen, vermag ich keinen befriedigenden Entscheid zu geben. Es handelt sich hier um Strukturverhältnisse, über welche erst die Anwendung moderner Tinktionsmethoden Licht verbreiten wird.

Wenn ich schliesslich noch hervorhebe, dass der Innenraum des ersten Geisselgliedes einen grossen Blutsinus darstellt, so hätte ich der wichtigsten topographischen Verhältnisse, wie sie an Schnittserien uns entgegentreten, Erwähnung gethan. Sie lassen manche Eigenthümlichkeiten erkennen, unter denen namentlich das Auftreten jener Zellstränge am Innenrande und die — meines Erachtens nach — bis jetzt noch nicht beobachtete Zusammensetzung des Sinnespolsters aus zwei Schichten am bemerkenswerthesten sind.

Da unter den gesammten Hyperinen der sexuelle Dimorphismus in der Gestaltung der Vorder-Antennen nicht so hochgradig ausgebildet ist, wie bei den Phronimiden, so gestatte ich mir zur Ergänzung der Darstellung von Claus noch einige Bemerkungen. Das einzige Geisselglied des Weibchens kann bei grossen Exemplaren von 30 mm eine Länge von 1,26 mm erreichen.

Es bleibt also immerhin kürzer als dasjenige der kleineren Männchen, ist ihm aber an Ausstattung mit Sinneskolben überlegen. Ich finde deren nämlich in Uebereinstimmung mit den Angaben Pagenstechers (1861, p. 34, Taf. 2, Fig. 2) etwa 20, welche zweizeilig angeordnet sind und eine Länge von 0,26 mm erreichen. Da sie vom unteren Drittel des Geisselgliedes an auftreten, so bildet auch der Nerv von hier an ein bis zur Spitze des Gliedes (welche durch eine Borste ausgezeichnet ist) verstreichendes langgestrecktes Ganglion. Von diesem gehen kegelförmige Stränge von Fibrillen zu jedem einzelnen Sinneskolben ab. Die Zellstränge am Innenrand und die mächtigen Zellpolster fehlen — entsprechend dem Mangel von Spürhaaren — der weiblichen Antenne.

3. Das zweite Antennenpaar.

Zu einem unscheinbaren kugligen Vorsprung an dem Kopfe des Weibchens reducirt, welcher die Windungen und den Porus des Excretionsorganes enthält, fällt die zweite Antenne des Männchens durch ihre reiche Gliederung und Länge doppelt auf. Sie besteht bei den erwachsenen Männchen der *Phronima sedentaria* und *Colletti* aus einem dreigliedrigen Schafte und aus einer dreizehngliedrigen langen Geissel (Taf. VII, Fig. 15). Es ist auffällig, wie spät die zweite Antenne am Kopfe des Männchens von *Phronima sedentaria* angelegt wird. Ich finde sie bei vier mir vorliegenden Männchen, welche mit Tiefennetzen erbeutet wurden und 8—10 mm messen, auf einen kurzen Stummel mit einer ansitzenden Borste reducirt (Taf. VII, Fig. 2). Sie verharrt also hier auf einem Stadium, welches zeitlebens für das Weibchen charakteristisch ist, obwohl die erste Antenne bereits einen zweigliedrigen Schaft und eine mehrgliedrige Geissel zur Ausbildung gebracht hat. Sobald die Männchen an die Oberfläche aufsteigen, scheinen die zweiten Antennen rasch ihrer definitiven Ausbildung entgegenzugehen. So finde ich sie bei einem an der Oberfläche gefischten Männchen von 9 mm in Form eines ungegliederten conischen Zapfens angelegt (Taf. VII, Fig. 6 at''), obwohl die ersten Antennen noch nicht so weit ausgebildet sind, wie bei den in der Tiefe gefischten. Es entspricht dieses Stadium der jungen Männchen von *Phr. sedentaria* genau jenem, welches Claus von der jugendlichen *Phr. Colletti* abgebildet hat (1872, Taf. 27, Fig. 6). Da der genannte Forscher auch die weitere Entwicklung der Antenne, ihre allmählich erfolgende Gliederung in einen dreigliedrigen Schaft und in die von der Spitze an sich segmentirende Geissel zutreffend geschildert hat, so illustrire ich das Verhalten durch die Abbildung der Antenne eines jugendlichen Männchens der *Phr. sedentaria*, welches ich vor Orotava im März 1888 an der Oberfläche fischte (Taf. VII, Fig. 16). Wie in der Entwicklung der Antenne, so verhalten sich auch in ihrer definitiven Ausbildungsform die Männchen von *Phr. sedentaria* und *Colletti* durchaus übereinstimmend.

Die drei Schaftglieder (Fig. 15 und 16 $st^{I \cdots III}$) sind mit je zwei Muskelpaaren ausgestattet, während die Geisselglieder (fl.) derselben durchaus entbehren. An das unterste Schaftglied tritt ein kräftiger Flexor heran; es ist stämmiger als das zweite und dritte Glied, fast so breit wie lang, während die beiden folgenden länger als breit sind. Am convex gekrümmten Aussenrand des letzten Gliedes treten einige Borsten auf. Die 13 Geisselglieder sind schlank und nehmen im Allgemeinen nur wenig in distaler Richtung an Länge ab. Das erste Geisselglied übertrifft alle nachfolgenden an Länge um das doppelte; es entbehrt der Borsten, während alle übrigen am Innenrande mit zwei bis drei Borstenbüscheln ausgestattet sind.

Für eine einheitliche morphologische Auffassung des zweiten Antennenpaares — speziell für die Frage nach der Zahl der Schaftglieder — liegen die Verhältnisse nicht nur bei den Hyperinen, sondern auch bei den gesammten Malakostraken wesentlich ungünstiger als für die ersten Antennen. Abgesehen davon, dass bei weiblichen Hyperinen die zweiten Antennen häufig rückgebildet und manchmal sogar nur durch einen kegelförmigen Höcker (Phronimiden) angedeutet werden, treten uns auch vielfach Fälle entgegen, wo bei wohl entwickelten zweiten Antennen eine wechselnde Zahl von proximalen Gliedern einander so ähneln, dass eine Abgrenzung von Schaft und Geissel fast unmöglich gemacht wird. So sehen wir denn, dass gewiegte Forscher — ich weise nur auf Claus hin — sich bisweilen nur sehr zurückhaltend über die Deutung der zweiten Antenne äussern. Ein besonders instruktives Beispiel bieten uns in dieser Hinsicht die Platysceliden dar, deren zweite Antennen im weiblichen Geschlechte oft ebenso weit rückgebildet sind wie bei den Phronimiden, während die männliche Antenne bekanntlich aus fünf (bei *Glossocephalus* aus sechs) Gliedern besteht, welche wie ein Meterstab gefaltet werden. Claus (1887, p. 7) hebt ausdrücklich hervor, dass „im Gegensatz zu den gleichwertigen Antennen der Phronimiden Schaft und Geissel nicht scharf abzugrenzen sind“. Auch Bovallius (1890, p. 26) macht ebensowenig wie z. B. für Paraphronimiden und Cyllopodiden einen Versuch, die zweite Antenne der Oxycephaliden in Schaft und Geissel zu gliedern. Angesichts dieser Sachlage dürfte es wohl nicht ohne Interesse sein, wenn ich auf einen morphologischen Charakter hinweise, welcher uns ein untrügliches Merkmal für Unterscheidung von Schaft und Geissel liefert. Ebenso wie an der ersten Antenne sind auch an der zweiten lediglich die Schaftglieder mit Muskeln ausgestattet. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt aus eine Deutung der männlichen zweiten Platysceliden-Antenne versuchen, so ergibt es sich, dass sie ebenfalls mit drei Schaftgliedern ausgestattet ist und zwei resp. drei Geisselglieder aufweist. Zur Illustration dieses Verhaltens gebe ich nach Bovallius eine Copie der zweiten Antenne von *Oxycephalus pectinatus* ♂, welche klar zeigt, wie durch die Einlagerung von Muskeln in die drei Schaftglieder die Faltung der Antenne bedingt wird.

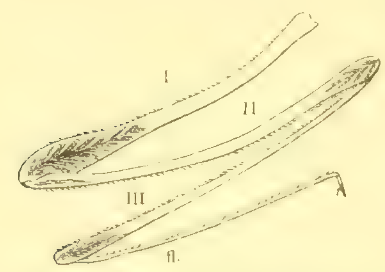


Fig. 1. *Oxycephalus pectinatus* zweite Antenne. I, II, III Schaftglieder. fl Geissel.

Wenn ich nun auf Grund dieses Verhaltens wohl nicht mit Unrecht die Auffassung vertrete, dass die Schaftglieder bei den gesammten männlichen Hyperinen unter normalen Verhältnissen in der Dreizahl auftreten, so möchte ich auch weiterhin der Vermuthung Raum geben, dass es sich hier um eine für alle Malakostraken giltige Grundzahl handelt. Bei den Cumaceen und Stomatopoden scheinen allerdings nur zwei Schaftglieder aufzutreten, während *Nebalia* und die Schizopoden deren drei aufweisen. Für die Dekapoden im engeren Sinne hat die Zahl der Schaftglieder seit H. Milne-Edwards mehrfach zu Controversen Veranlassung gegeben, im Laufe deren die Milne-Edwards'sche Auffassung von einem fünfgliedrigen Schafte namentlich durch die Untersuchungen von Strahl (Monatsber. Akad. d. Wissensch., Berlin 1861) mit Geschick angefochten wurde. Wenn auch das von Strahl auf Grund der Gliederung der zweiten (äusseren) Antennen entworfene Dekapodensystem als ein durchaus künstliches und unhaltbares bezeichnet werden muss, welches denn auch von keiner Seite adoptirt wurde, so haben doch seine kritischen Bemerkungen über die Gliederung des Antennenschaftes den Erfolg gehabt, dass die Milne-Edwards'sche Auffassung von einer Anzahl von Forschern aufgegeben wurde. Nach Strahl kann es sich nur um die

Auffassung handeln, ob der Schaft der zweiten Antenne drei- oder viergliedrig ist. Gerstaecker (1892, p. 865) ist im Rechte, wenn er es dem subjektiven Ermessen überlässt, ob man das bei vielen Macruren und Brachyuren selbständig gewordene vierte Glied, welches die Ausmündung des Excretionsorganes trägt, dem Schaft oder dem Cephalothorax zurechnet. Angesichts der Thatsache, dass es bei *Palinurus* und *Scyllarus* mit dem Stirntheil des Panzers verschmolzen ist, möchte ich der Hoffnung Ausdruck geben, dass es nicht unmöglich sein dürfte, die Dreizahl der Schaftglieder an der zweiten Antenne als die Normalzahl für die gesammten Malakostraken zu betrachten. Jedenfalls trifft sie auch für die Euphausiden unter den Schizopoden zu, welche mir noch Veranlassung geben werden, auf die hier angeregte Frage zurückzukommen.

4. Die Scheerenhände des fünften Fusspaares.

a. *Morphologie.*

Während man früherhin geneigt war, in dem Auftreten von Scheerenhänden an dem fünften Beinpaar einen hervorstechenden Charakter der Phronimiden zu erblicken, so lehrte die Entdeckung der Gattung *Phronimella* mit ihrem in einen einfachen Klauenfuss auslaufenden fünften Beinpaar, dass es sich in der Scheerenhand nur um eine für die Gattung *Phronima* charakteristische Bildung handelt. *Phronimella* bereitet allerdings das für *Phronima* typische Verhalten vor und verharrt auf einem Zustand, welchen nur ganz junge Exemplare der Phronima erkennen lassen. Da nun bereits in den Untersuchungen von Pagenstecher (1861), Claus (1862 und 1872) und Bovallius (1889) ausreichend dargestellt wird, wie aus einer einfachen, gerade gestreckten Anlage durch Verbreiterung des Carpus und durch das Auftreten von Carpalzähnen, gegen welche der Metacarpus eingeschlagen wird, die Greifhand ihre Entstehung nimmt, so beginne ich meine Darstellung mit jenen Stadien, wo die Scheere bei jugendlichen Männchen von 8—10 mm Länge bereits angelegt ist.

Man gestatte mir indessen zuvor einige allgemeine Bemerkungen über die Bedeutung, welche der Scheerenhand als einem sekundären Geschlechtscharakter zukommt.

Da Claus die von ihm zuerst beschriebenen männlichen Exemplare von *Phronima* der *Phr. sedentaria* zurechnete, so ergaben sich immerhin auffällige Differenzen in der Gestaltung der männlichen und weiblichen Greifhand. Wenn er auch zuerst nachdrücklich darauf hinwies, dass die weibliche Greifhand in der Jugend eine ähnliche Bezahnung aufweist, wie sie zeitlebens der männlichen zukommt, so war doch die Thatsache nicht wegzuleugnen, dass die Scheerenhände geschlechtsreifer Männchen und Weibchen sinnfällige Verschiedenheiten in der Gestaltung des Carpalgliedes aufweisen. Nachdem es mir indessen gelungen ist, den Nachweis zu führen, dass die von Claus geschilderten Männchen der *Phr. Colletti* zugehören und nachdem ich weiterhin die bisher unbekannt gebliebenen Männchen der *Phr. sedentaria* in den verschiedensten Entwicklungsstadien auffand, so stellte es sich heraus, dass die sekundären Geschlechtsunterschiede durchaus nicht so sinnfällig an dem fünften Beinpaar hervortreten, wie es anfänglich scheinen möchte. Immerhin ergeben sich eine Anzahl von feinen und charakteristischen Differenzen, welche ich kurz schildern und durch eine Anzahl von Abbildungen erläutern möchte.

Ich beginne zunächst mit der Darstellung der Scheerenhand der Männchen von *Phronima sedentaria.* Junge Männchen von 8 mm Länge, wie ich sie in Fig. 2 auf Taf. VII abbilde, besitzen am fünften Fusspaar eine schlanke Tibia (tb.) und einen Carpus (carp.), welcher andert-

halbmal länger als breit ist (Taf. VII, Fig. 5). Der Metacarpus (m. carp.) mit dem kleinen Dactylus (dact.) ist fast so lang wie der Carpus und ragt weit über den der Kopfseite zugewendeten Vorderrand des Carpus vor. Der Unterrand des Carpus ist mit drei Zähnen: dem grossen Vorderzahn (d. a.), einem kleineren Mittel- (d. m.) und Hinterzahn (d. p.) ausgestattet. Hinter dem letzteren ist als unansehnlicher Höcker ein viertes Zähnchen angedeutet. Hinter den einzelnen Zähnen stehen Borsten, von denen die dem Mittel- und Hinterzahn zugehörigen dicht ihnen anliegen. Ausserdem treten noch einzelne Borsten am Vorderrand und an den Seitenflächen des Carpalgliedes auf, welche keine näheren Beziehungen zu den Zähnen erkennen lassen.

Bei Männchen von 10 mm Länge beginnt der Hinterrand der Tibia und des Carpus sich stärker convex auszubuchten, so dass der Unterschied zwischen Länge und Breite der betreffenden Glieder weniger auffällig hervortritt. Die drei Zähne am Unterrand des Carpus verhalten sich ähnlich wie im vorhergehenden Stadium, nur treten hinter dem Hinterzahn zwei kleine zahnförmige Tuberkel mit den zugehörigen zwei Borsten auf.

Was endlich die Greifhand des geschlechtsreifen Männchens von 12 mm Länge anbelangt (Taf. VII, Fig. 4), so verhält sich bei ihr die Länge der Tibia (tb.) zu ihrer Breite wie 4 : 3, während der Carpus (carp.) nahezu ebenso lang (0,83 mm) wie breit (0,75 mm) ist. An beiden Gliedern ist der Hinterrand stärker convex ausgebuchtet als bei den jüngeren Männchen. Der Metacarpus (m. carp.) mit seinem klauenförmigen Daktylus greift relativ nicht so weit wie bei jüngeren Exemplaren über den Vorderrand des Carpus über. Wird er gegen die Carpalzähne eingeschlagen, so kommen letztere stets nach aussen zu liegen. Die drei Carpalzähne nehmen von vorn nach hinten an Grösse und Stärke ab; auf ihnen münden die Ausfuhrgänge der später zu erwähnenden Drüsengruppen. Der Hinterrand des Hinterzahnes ist mit vier Kerben versehen, zwischen denen ebensoviele Borsten hervorragen. Die Kerben entsprechen den hintersten Carpalzähnchen, welche ihre Selbständigkeit aufgegeben haben und gewissermaassen in den Hinterzahn aufgegangen sind.

Vergleicht man nun die Scheerenhände jugendlicher Weibchen von 8—12 mm Grösse mit jenen der gleich grossen Männchen, so lässt sich kaum ein durchgreifender Unterschied nachweisen. Auch bei den jüngsten Weibchen treten nicht nur die drei Carpalzähne in derselben Ausbildungsform wie bei den Männchen entgegen, sondern es lässt sich auch hinter dem Hinterzahn noch ein isolirter vierter Zahn nachweisen. Derselbe wird auf etwas älteren Stadien zu einer Kerbe rückgebildet, hinter welcher neue Kerben mit den zwischen ihnen stehenden Borsten auftreten. Weibchen von 12—18 mm Grösse weisen Scheerenhände auf, welche schwer von jenen der geschlechtsreifen Männchen zu unterscheiden sind. Erst wenn sie etwa 25—30 mm Länge erreicht haben, wird es klar, dass der Mittelzahn nicht nur an Grösse gegen den Hinterzahn zurücksteht, sondern auch dem letzteren sich nähert, um schliesslich — wie dies Claus zutreffend schilderte (1872, p. 335) — mit ihm zu verschmelzen. Wir erhalten dann den grossen und schlanken, hakenförmig gekrümmten Vorderzahn und einen kleineren, aus der Verschmelzung des Mittel- und Hinterzahnes hervorgegangenen zahnförmigen Höcker, dessen Hinterseite mit wenigstens sechs Kerben — den letzten Andeutungen an frühere Zahnbildungen — versehen ist. In der Mitte des Metacarpus kann bei alten Weibchen eine auf früheren Stadien nur durch sanfte Ausbuchtung angedeutete Partie als zahnförmiger Höcker zwischen die Carpalzähne eingreifen.

Anders liegen nun die Verhältnisse bei beiden Geschlechtern der *Phronima Colletti*. Die jungen Weibchen und Männchen von 10 mm Grösse lassen bereits eine auffällige Verbreiterung

der Tibia und des Carpus erkennen, indem der Distalrand beider Glieder sich scharf convex ausbuchtet. Zu den drei Carpalzähnen, von denen die beiden hinteren nicht scharf zugespitzt auslaufen und nur wenig an Grösse differiren, gesellt sich ein vierter und späterhin noch ein kerbenförmiger fünfter Zahn, welche auch auf älteren Stadien selbständig bleiben. An der Greifhand des grössten geschlechtsreifen Männchens, welches ich am 1. Dez. 1887 vor Las Palmas mit dem Tiefennetz fischte (Taf. VIII, Fig. 3), fällt zunächst die ungewöhnliche Verbreiterung der Tibia (tb.) auf. Sie ist im Gegensatz zu den Männchen der *Phr. sedentaria* ebenso lang wie breit (0,4 mm). Das Carpalglied (carp.) misst in der Breite (von der Spitze des Vorderzahnes bis zum Ansatz des Metacarpus) 0,8 mm, und nahezu dieselbe Dimension ergibt das Ausmaass der Höhe. Besonders auffällig für dasselbe ist die den Ansatz des Gliedes überschneidende convexe Krümmung des Hinterrandes. An dem Unterrande folgen dem kräftigen und schwach hakenförmig gekrümmten Vorderzahn (d. a.) in weiterer Entfernung die an Grösse sich fast gleichkommenden Mittel- (d. m.) und Hinterzähne (d. p.). Dicht hinter den letzteren stehen noch drei kleinere Zähnchen, welche zwar successive an Grösse abnehmen, aber durchaus ihre Selbständigkeit wahren. In ähnlicher Anordnung wie bei *Phr. sedentaria* sind hinter jedem Zahne kräftige Borsten entwickelt, zu denen ausserdem sich noch zwei weitere Borsten oberhalb des Mittel- und Hinterzahnes gesellen. Der relativ stämmige Metacarpus (m. carp.) mit seinem beweglich abgesetzten klauenförmigen Daktylus (dact.) ragt nicht über den Vorderrand des Carpus hinaus und wird derart gegen den letzteren eingeschlagen, dass die Carpalzähne nach aussen zu liegen kommen.

Die Unterschiede zwischen den Greifhänden der erwachsenen Männchen von beiden Phronima-Arten sind demgemäss ziemlich sinnfällige. Ich bringe sie in der nachfolgenden tabellarischen Uebersicht zum Ausdruck.

Phr. sedentaria ♂.	*Phr. Colletti* ♂.
Tibia länger als breit (Verhältniss von Länge zu Breite wie 4 : 3).	Tibia ebenso breit wie lang, mit stark convex ausgebuchtetem Hinterrand.
Carpus wenig länger als breit; der Hinterrand überschneidet nicht die Ansatzstelle an der Tibia.	Carpus ebenso lang wie breit; der Hinterrand überschneidet in convexem Bogen die Ansatzstelle an der Tibia.
Die hinteren Carpalzähne geben ihre Selbständigkeit auf und rücken als Kerben auf die Hinterseite des Hinterzahnes.	Die hinteren Carpalzähne bleiben selbständig.
Der eingeschlagene Metacarpus überragt den Vorderrand des Carpus.	Der eingeschlagene Metacarpus überragt nicht den Vorderrand des Carpus.

Vergleicht man nun andererseits die Greifhand des Männchens von *Phr. Colletti* mit jener des geschlechtsreifen Weibchens, so fällt es thatsächlich schwer, einen durchgreifenden Unterschied herauszufinden. Das um so mehr, als das Verhältniss von Länge und Breite bei den Carpalgliedern eine gewisse Variabilität erkennen lässt, welche ich durch zwei Extreme, nämlich durch die linke Greifhand eines mit dem Tiefennetz erbeuteten Weibchens (Taf. VIII, Fig. 4) und durch diejenige eines an der Oberfläche vor Orotava gefischten Exemplares (Taf. VIII, Fig. 5) illustrire. Wie die Abbildungen lehren, so gleicht zunächst die Tibia (tb.) völlig jener des Männchens, insofern sie durch die convexe Ausbuchtung des Hinterrandes ebenso lang wie breit wird. Der Carpus (carp.) ist hingegen schmäler als jener des Männchens. Während er bei letzterem so breit wie lang ist, so verhält sich bei dem in Fig. 5 dargestellten Carpus des an der Ober-

fläche gefischten Weibchens die Länge zur Breite wie 6 : 5, bei den in Fig. 4 abgebildeten wie 7 : 5. Da die zuerst erwähnte Greifhand die grösste ist, welche ich beobachtete, so füge ich noch hinzu, dass sie 1,36 mm lang und 1 mm breit ist. Die gleichen Maasse betragen bei dem in Fig. 4 dargestellten Carpus 1 resp. 0,7 mm.

Der Metacarpus (m. carp.) überragt bei der breiteren Greifhand um ein Geringes den Vorderrand des Carpus, während er bei der schmäleren denselben gerade erreicht.

Die Carpalzähne gleichen so völlig jenen der männlichen Greifhand, dass sich auf Grund ihrer Zahl und Anordnung keine wesentlichen Differenzen zwischen beiden Geschlechtern ergeben. Der Vorderzahn (d. a.) der weiblichen Greifhand scheint allerdings an kräftiger Ausbildung etwas hinter jenem der männlichen zurückzustehen. Wenn wir von dieser unbedeutenden Differenz absehen, so liegt es nach den obigen Ausführungen auf der Hand, dass die secundären Geschlechtsunterschiede an den Greifhänden des fünften Extremitätenpaares bei *Phr. Colletti* durchaus nicht so sinnfällig sind wie bei *Phr. sedentaria.* Während bei grossen Weibchen der letzteren Art der Vorderzahn zu ungewöhnlicher Länge sich auszieht und die gesammten auf den Mittelzahn folgenden Zähne ihre Selbständigkeit aufgeben, so wahrt die weibliche Greifhand der *Phr. Colletti* insofern primitivere Verhältnisse, als die Zähnchen selbständig bleiben und ihre relativen Grössenverhältnisse (von vorn nach hinten an Länge abnehmend) beibehalten. Andererseits zeigt doch auch die weibliche Greifhand von *Phr. Colletti* insofern wieder eigenartige Umbildungen, als Tibia und Carpus sich auffällig verbreitern.

b. *Muskulatur.*

Da die Anordnung der Muskulatur in den Extremitätenpaaren bisher noch nicht eingehend geschildert wurde — nur Claus (1872, Taf. 27, Fig. 9 und 10) und Stebbing (1888, Taf. 159—163) haben die Extremitätenmuskeln einiger Brustfusspaare in ihren Abbildungen berücksichtigt — so gestatte ich mir einige Bemerkungen über den Verlauf derselben in dem uns speziell interessirenden fünften Fusspaare.

Die Coxalglieder der Brustfüsse sind bekanntlich bei *Phronima* mit dem betreffenden Segmente verschmolzen und nicht als selbständige Epimeralstücke ausgebildet, und so fehlen denn auch die zu ihrer Bewegung dienenden Muskelpaare. Dagegen liegen in der Region der genannten Abschnitte je ein Paar fächerförmig ausstrahlender Muskeln, von denen das vordere bei der Contraktion eine Bewegung der Extremität nach hinten, das hintere eine Bewegung nach vorn vermittelt. Es dürfte sich empfehlen, alle jene Muskeln, welche eine Bewegung der ganzen Extremität oder einzelner Segmente nach vorne vermitteln, als Beugemuskeln (Flexoren) und die antagonistisch wirkenden als Streckmuskeln (Extensoren) zu bezeichnen. Demgemäss mögen die in Rede stehenden Muskeln, deren Fasern sich diagonal kreuzen können, als *flexor* und *extensor femoris* benannt werden.

Im distalen Ende des langgestreckten Femur sind wiederum zwei Muskeln ausgebildet, von denen der vordere als *extensor genus* (m. ext. gen.) am vorderen Proximalrand des Kniesegmentes (*genu*) angreift, der hintere hingegen in eine lange Sehne ausläuft, welche, das Kniesegment durchsetzend, an den proximalen Hinterrand der Tibia sich anheftet. Es spielt demnach dieser langgezogene Muskel die Rolle eines *flexor tibiae* (m. fl. tb.). Ihm wirkt als Antagonist ein breiter, im Kniesegment entwickelter *extensor tibiae* (m. ext. tb.) entgegen. In der Tibia tritt ein kräftiger *extensor carpi* (m. ext. carp.) auf, der bei *Phr. sedentaria* breit fächerförmig ausstrahlt,

bei *Phr. Colletti* — entsprechend der ungewöhnlich derben Gestaltung der Tibia — in mehrere Bündel zerlegt ist.

Der breite Carpus wird von einem gewaltigen, von fast allen Beobachtern abgebildeten Muskel erfüllt, welcher, in chitinisirte Sehnen auslaufend, an dem proximalen Vorderrand des Metacarpus angreift. Da der letztere vermittelst eines Charniergelenkes, dessen Drehpunkt im hinteren Drittel (Taf. VIII, Fig. 3 bei x) gelegen ist, auf dem Carpus artikulirt, so spielt der in Rede stehende kräftige Muskel die Rolle eines *flexor metacarpi.* Er presst bei seiner Contraktion den Metacarpus gegen den Unterrand des Carpus, während ein weit schwächerer, hinter dem Drehpunkt an den proximalen Hinterrand sich ansetzender Muskel als *extensor metacarpi* antagonistisch wirkt.

Endlich sei noch erwähnt, dass auch der Dactylus von zwei Muskeln bewegt wird (Taf. VII, Fig. 4), deren einer als *flexor dactyli* (m. fl. dact.) bei *Phr. Colletti* in mehrere getrennte Partieen zerfällt, welche sich zu einer Chitinsehne vereinigen. Ihm wirkt ein schwächerer *extensor dactyli* (m. ext. dact.) entgegen. Die Fasern beider Muskeln entspringen am Hinterrand (Unterrand) des Metacarpus.

Die Muskeln der dem fünften Beinpaare vorausgehenden und nachfolgenden Brustfüsse bieten in ihrem Verlaufe eine sinnfällige Parallele zu dem hier geschilderten Verhalten. Ich verzichte indessen auf eine eingehendere Schilderung, da dieselbe nicht in den Rahmen dieser Betrachtungen gehört, und bemerke nur, dass die Metacarpalglieder des ersten bis vierten Beinpaares bei normaler Haltung nach hinten, diejenige des fünften bis siebenten Paares nach vorn geschlagen werden (Taf. VII, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 2). Es liegt auf der Hand, dass die Wirkung der einander entsprechenden Muskeln in den vorderen Extremitätengliedern jenen der hinteren entgegengesetzt ist. So wirken die dem *flexor metacarpi* des fünften Paares entsprechenden Muskeln der vier vorderen Beinpaare als *extensores metacarpi.*

Von Interesse dürfte es immerhin sein, noch einige Bemerkungen über den feineren Bau der Extremitätenmuskeln hinzuzufügen. In erster Linie hebe ich hervor, dass die oben aufgezählten Extensoren und Flexoren (mit Ausnahme der schwachen Beuger und Strecker des Dactylus) aus je zwei Hälften bestehen, von denen die eine der Innenfläche, die andere der Aussenfläche des betreffenden Gliedes anliegt. Auf einem Querschnitt durch den Carpus der Greifhand tritt dieses Verhalten besonders deutlich an dem kräftigen *flexor metacarpi* hervor (Taf. VIII, Fig. 6). Gleichzeitig lehrt der Querschnitt, dass jede Hälfte des genannten Muskels in vier (auch äusserlich wahrnehmbare) Partieen ($f^1 \dots f^4$) zerfällt. Die beiden Hälften stossen in der Mitte des Gliedes zusammen und begrenzen am Vorder- und Hinterrand des Carpus je einen Blutsinus (sin. ant., sin. post.). Nach den Angaben von P. Mayer zu schliessen (1879, Taf. 1, Fig. 2), strömt das Blut am Vorderrand nach abwärts, am Hinterrand nach aufwärts.

Bemerkenswerth ist nun das Verhalten der contraktilen Substanz in den einzelnen Muskelbündeln. Wie die Abbildung lehrt, so werden die zahlreichen contraktilen Fibrillen (f.) von einem auffällig breiten Mantel protoplasmatischer Rindenschicht umgeben (pr.). An den proximalen Aussenflächen des Carpus heften sie sich an die Chitinwand an; hier fehlt die Rindenschichte, welche indessen im Distalabschnitt des Carpus den von den Seitenwandungen abrückenden Muskel allseitig umgibt. Rundliche oder ovale Kerne (nu.) von 0,01 mm Grösse trifft man lediglich in der Rindenschichte, welche namentlich in der Mitte der Greifhand da, wo die beiden Muskelhälften sich berühren, ungewöhnlich breit entwickelt ist. Je nachdem die Muskelhälften

mehr oder minder deutlich in vier Partieen gesondert sind, hebt sich die Rindenschicht um jede einzelne Partie entweder selbständig von der anliegenden ab oder fliesst sie in die letztere über.

Unter den Arthropoden ist mir kein Fall bekannt, wo es zur Ausbildung einer relativ ähnlich mächtigen protoplasmatischen Rindenschicht um ein centrales Fibrillenbündel kommt. An den schwächeren Muskeln des fünften Phronimidenbeines überwiegen durchaus die contraktilen Fibrillen, und die kernhaltige Rindenschicht tritt nur als ein dünner Mantel auf. Es ist schwer zu sagen, weshalb die Kraftleistung des Muskels — in dem vorliegenden Falle handelt es sich um den kräftigsten Muskel der Phronimidenextremitäten — einer mehr oder minder ansehnlichen Entwicklung der Rindenschicht parallel läuft. Hierüber, wie auch über die Art der Innervirung müssen eingehendere Untersuchungen an diesem sicher recht lehrreichen Objekt Aufklärung schaffen. Jedenfalls liegen die Verhältnisse auf Querschnitten durch den Carpus der alten Weibchen von *Phr. sedentaria* wesentlich anders, denn bei den Jugendformen und den mehr jugendliche Charaktere wahrenden Männchen. Die Rindenschichte ist nur als dünner Mantel um die mächtige Fibrillenmasse entwickelt, und die letztere sondert sich in zahlreiche Felder, zwischen welche die Rindenschichte mit ihren Kernen vordringt. Die centralen Kerne sind allerdings kleiner als die peripheren, aber wenn auch manche derselben dem Bindegewebe angehören mögen, so lassen sich doch zahlreiche Uebergänge in Grösse und Struktur zwischen peripheren und centralen Kernen nachweisen.

c. *Nerv und Carpaldrüsen.*

Ueber den Verlauf des Nerven in dem fünften Beinpaar liegen genauere Nachrichten bis jetzt nicht vor. Claus (1879, p. 44) hebt richtig hervor, dass er aus dem dritten der auf das untere Schlundganglion folgenden Brustganglienpaare entspringt. Dieses liegt im fünften Brustsegment und entsendet beiderseits die langen und schräg nach aufwärts laufenden Nerven für das fünfte Fusspaar (Taf. VII, Fig. 3 n^5). Ueber den weiteren Verlauf berichtet Mayer (1879, p. 45): „Den direkt aus dem bestreffenden Brustganglion abgehenden Nerven sieht man auf der Streckseite des Beines in dasselbe eintreten, nach kurzem Verlauf zur Scheidewand gelangen und sie im Basalgliede nicht mehr verlassen. In welcher Weise er sich aber mit der Drüse in Verbindung setzt, kann ich nicht sagen.“

Ich ergänze diese Darstellung durch die Schilderung seines Verhaltens in dem fünften Beinpaare einer männlichen *Phr. sedentaria*, welches mit wünschenswerther Klarheit den Nervenverlauf durch alle Beinsegmente verfolgen liess (Taf. VII, Fig. 4). Nicht in allen Präparaten ist es mir gelungen, ihn so scharf wahrzunehmen, doch konnte ich auch bei dem grossen Männchen der *Phr. Colletti* ziemlich deutlich ihn beobachten und durchaus dieselben Verhältnisse wie bei der erstgenannten Art nachweisen.

In dem Femur verläuft der fein fibrillär gestreifte Nerv (Fig. 4 n.) längs der Scheidewand, welche die beiden Bluträume trennt, um schliesslich im distalen Viertel des genannten Segmentes ein kleines, langgezogenes Ganglion mit zwei bis drei Kernen zu bilden. Dieses liegt zwischen den Streck- und Beugemuskeln und gibt nach vorne zwei, nach hinten eine Faser ab. Der Nerv verlässt nun die Scheidewand, indem er hinter derselben das Kniesegment (*genu*) durchsetzt und in dem Anfangstheil der Tibia wiederum zu einem Ganglion anschwillt, von welchem zwei Aeste zu dem *extensor carpi* abgehen. Er verstreicht weiterhin schräg durch die Tibia und tritt am Hinterrand des Carpus in denselben ein, um zwischen dem mächtigen *flexor metacarpi*

gerade gestreckt und schräg nach hinten gerichtet dem *extensor metacarpi* zuzustreben. Soweit er zwischen den beiden Hälften des *flexor metacarpi* verläuft, ist er schwer wahrzunehmen, und ich vermag daher nicht anzugeben, ob er hier Seitenäste zu dem genannten Muskel entsendet. Scharf ist dagegen die Endpartie am *extensor metacarpi* wahrzunehmen. Der Nerv schwillt hier zu zwei Terminalganglien an, von denen sowohl das obere wie das untere je zwei Aeste zum *extensor* entsenden. Die beiden Ganglien sind bei *Phr. Colletti* genähert (Taf. VIII, Fig. 4 ga.) und weisen etwa vier bis fünf Kerne auf. Das untere Ganglion entsendet einen Ast zu dem Septum (sept.) des Metacarpus, in welchem er, dem Auge bald entschwindend, verstreicht.

Ich vermochte keine Nervenfasern wahrzunehmen, welche zu den charakteristischen Drüsengruppen des Carpus verlaufen. Da die Drüsen neuerdings von Mayer (1879, p. 44) und Claus (1879, p. 17), welch' letzterer zuerst auf sie aufmerksam geworden war (1872, p. 335) eingehend geschildert wurden, so vermag ich nur wenig ihren Darstellungen hinzuzufügen. Beide Beobachter haben erkannt, dass jede Drüsengruppe (Taf. VII, Fig. 4, Taf. VIII, Fig. 3—5 gl.) aus drei Zellen: zwei grossen mit einem zierlichen System von Drüsenkanälchen ausgestatteten und einer kleineren Centralzelle sich zusammensetzt. Die Drüsengruppen liegen im distalen Abschnitt des Carpus und nehmen von dem Vorderrande desselben nach hinten continuirlich an Grösse ab. Auf Querschnitten durch den Carpus ergibt es sich, dass die Drüsenzellen den Raum zwischen den Chitinwänden fast völlig ausfüllen und dabei durch kernhaltige Scheidewände gegen den Blutsinus abgegrenzt werden. Sie verlaufen in sichelförmig geschwungenem Bogen vom Vorderrande des Carpus bis zur Insertion des kräftigen *flexor metacarpi* und setzen sich aus einer schwankenden Zahl von Gruppen zusammen. Als normales Verhalten für die jüngeren Exemplare dürfte folgendes, bereits von Claus hervorgehobenes gelten. Zwei grosse Gruppen, von denen die eine der Innenwand, die andere der Aussenwand des vorderen Carpalabschnittes anliegt, entsenden zwei Ausfuhrgänge, welche in den Vorderzahn einmünden, während zwei nachfolgende Gruppen nur je einen Ausfuhrgang zum Mittel- resp. Hinterzahn abgeben (Taf. VIII, Fig. 3). Dieses Verhalten trifft für die Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle zu, wobei auch gelegentlich zu bemerken ist, dass die hinteren Drüsengruppen sich vergrössern und nahezu den vorderen gleichkommen (Taf. VIII, Fig. 4). Zu diesen vier (aus je drei Zellen bestehenden) Gruppen können nun am Hinterrand der ganzen Anlage neue Gruppen sich gesellen. So finde ich in dem auf Taf. VIII, Fig. 5 dargestellten Carpus des grössten Weibchens von *Phr. Colletti* im ganzen sechs Gruppen, von denen die hinteren und kleinsten ihre Ausfuhrgänge in die auf den Hinterzahn folgenden kleinsten Zähnchen entsenden. Es ähnelt also dies Verhalten dem von Claus für den Carpus einer männlichen *Phr. Colletti* beschriebenen Anordnung. Niemals sind mir indessen Fälle zu Gesicht gekommen, wie sie Mayer (1879, Taf. I, Fig. 2) für junge Exemplare der *Phr. sedentaria* beschreibt: überzählige Drüsengruppen nämlich, welche nicht auf Carpalzähnen, sondern zwischen Vorder- und Mittelzahn ausmünden.

Mayer hat zuerst das reizvolle System ramificirter Drüsengänge beschrieben, welches in den beiden grösseren Zellen einer Gruppe gelegen ist. Wenn er dieses Röhrensystem auf wandungslose Aushöhlungen des Plasmas zurückführt (1879, p. 43), so muss ich durchaus Claus beistimmen, der den Sammelröhrchen eine chitinige Cuticularwand zuschreibt. Sie tritt an conservirten und in Schnitte zerlegten Drüsengruppen so scharf entgegen, dass an ihrem constanten Vorkommen nicht zu zweifeln ist. Die Sammelröhrchen strahlen entweder gerade gestreckt oder in langem Bogen radiär in die Zelle aus und sind mit dichotom sich gabelnden Seitenästchen

dicht besetzt. Da ich sie nicht so stark geknickt fand, wie es Mayer abbildet (1879, Taf. I, Fig. 4), und da andererseits Claus ein abnormes Verhalten darstellt, insofern drei Zellen (nicht zwei) ihre Röhrchen zu einem Ausführgang entsenden, so glaube ich es rechtfertigen zu dürfen, wenn ich in meiner Fig. 7 auf Taf. VIII das normale Verhalten wiedergebe. Ohne in die Details der Anordnung mich einzulassen, bemerke ich nur, dass die Zahl der Sammelröhrchen in den am vorderen Carpalabschnitt gelegenen Zellen gelegentlich ein Dutzend betragen kann. Sie sammeln sich in einem Ausfuhrgang, der an seinem Anfangstheil meist etwas ausgeweitet ist und von einer kleinen Zelle umgeben wird, welche der Sammelröhrchen entbehrt. Diese dritte Zelle scheint indessen nicht nur den ausgeweiteten Abschnitt des gemeinsamen Ausfuhrganges zu bilden, sondern auch an der Secretion sich zu betheiligen. Ich finde sie nämlich stets im Umkreis des Ausfuhrganges mit grossen, das Licht stärker brechenden, aber schwach sich färbenden Schollen erfüllt, welche vielleicht Secretballen repräsentiren (Fig. 7[a] sc.). Auf direktem Wege können sie freilich nicht in den Ausfuhrgang gelangen, weil derselbe eine allseitig geschlossene und gegen die kleine Zelle scharf abgegrenzte Röhre bildet. Dass der Gang mit Kernen belegt ist, hat bereits Claus hervorgehoben.

5. Abdomen und Abdominalfusspaare.

Schon Claus hat darauf hingewiesen, dass die Männchen von *Phronima* in der Gestaltung des Abdomens von den Weibchen abweichen. „Was sie aber auf den ersten Blick kenntlich macht, ist neben der beträchtlich geringeren Körpergrösse die bedeutende Stärke des Hinterleibes und seiner Schwimmfüsse, die offenbar zu einer schnelleren Lokomotion befähigen" (Claus 1872, p. 334).

Mit Rücksicht auf die oben (p. 110) angeführte Thatsache, dass die Männchen zur Zeit der Geschlechtsreife die Weibchen aufsuchen und in den Gehäusen der letzteren verweilen, kann es nicht überraschen, wenn nicht nur der Orientirungsapparat, sondern auch die Bewegungswerkzeuge kräftiger entwickelt sind.

Da die drei ersten Pleopodenpaare (Schwimmfüsse) der Phronimiden in den bisherigen Schilderungen keine eingehendere Darstellung erfahren haben, so gestatte ich mir, die früheren Schilderungen durch einige Bemerkungen über die Gestalt des Abdomens und der Schwimmfüsse, namentlich aber über die Anordnung der complicirten Muskulatur zu ergänzen.

Dass das Abdomen des Männchens bedeutend kräftiger entwickelt ist als dasjenige des Weibchens, lehrt auf den ersten Blick ein Vergleich beider Geschlechter von *Phr. Colletti* (Taf. VIII, Fig. 1 und 2). Während bei der männlichen *Phr. sedentaria* das erste Abdominalsegment länger als die beiden nachfolgenden ist, sind bei *Phr. Colletti* die drei ersten Hinterleibssegmente von annähernd gleicher Länge. Der Hinterrand der genannten Segmente zieht sich bei dem Männchen der *Phr. sedentaria* zu einer schaufelförmigen Seitenplatte aus, während bei der männlichen *Phr. Colletti* die Verbreiterung auch den gesammten Seitenrand ergreift. So bilden denn die Abdominalsegmente bei der letzteren breite Seitenplatten aus, welche mit kräftigen Muskellamellen ausgestattet, das obere Drittel der Schwimmfüsse decken. Dass die Seitenplatten erst im späteren Verlaufe der Entwicklung die ansehnliche Verbreiterung erfahren, mag ein Blick auf das auf Taf. VII, Fig. 2 dargestellte jugendliche Männchen der *Phr. sedentaria* mit seinen relativ unansehnlichen Seitenplatten zeigen.

Auch die Verbreiterung der Pleopodenstielglieder vollzieht sich erst bei älteren Männchen. Die jugendlichen gleichen insofern den alten Weibchen, als das Verhältniss zwischen Breite und Länge der Stielglieder etwa 1 : 1,5 beträgt. Bei erwachsenen geschlechtsreifen Männchen wird indessen das Stielglied nahezu ebenso breit wie lang. Im Querschnitt ist es annähernd rechteckig gestaltet: die Schmalseiten sind etwas eingebuchtet und zwar auf der dem Kopfe zugewendeten Vorderfläche stärker als auf der Hinterfläche. Hierdurch wird es bedingt, dass die Kanten des in der Seitenansicht umgekehrt herzförmig gestalteten Stielgliedes flügelförmig vorspringen. Es articulirt an der Bauchfläche des betreffenden Abdominalsegmentes vermittelst eines ungefähr birnförmig gestalteten kräftigen Gelenkkopfes, dessen verschmälerter Theil nach vorn gewendet ist.

Dem Stielgliede sitzen bekanntlich zwei Ruderäste auf, welche mit langen, zweizeilig angeordneten und fiederästigen Schwimmborsten besetzt sind. Jeder Ast besteht bei erwachsenen Männchen aus neun Segmenten, von denen das oberste bedeutend kräftiger ist als die nachfolgenden. In dieser Hinsicht stehen die Männchen hinter den grossen Weibchen (von 30 mm Länge) mit ihren aus 18—20 Segmenten zusammengesetzten Ruderästen zurück.

Was nun die Muskulatur des Abdomens und der Schwimmfüsse anbelangt, so hat dieselbe bisher kaum eine Berücksichtigung erfahren. Ich will wenigstens versuchen, auf ihre recht complizirte Anordnung hinzuweisen, obwohl ich gestehen muss, dass es ohne Kenntniss des lebenden Objektes und der nur an ihm zu gewinnenden Bestimmung des Drehpunktes resp. der Drehachse unmöglich ist, über die Wirkungsweise mancher Muskelzüge Aufschluss zu erhalten.

In jeder Hälfte eines Abdominalsegmentes verstreichen nicht weniger denn zehn fächerförmig angeordnete Muskellamellen zu dem Gelenkkopf des Schwimmfusses (Taf. VIII, Fig. 8). Sie heften sich an der Aussen- und Innenseite, am Vorder- und Hinterrand des Gelenkkopfes an. Indem ich die einzelnen Muskelzüge durch Zahlen bezeichne, hebe ich zunächst hervor, dass fünf Muskeln an die Aussenfläche des Gelenkkopfes herantreten. Es sind dies zunächst zwei Muskeln (1 und 2), welche vom Vorderrande der Seitenplatten entspringen und bei erwachsenen Männchen sich auffällig verbreitern. Ihnen schliessen sich zwei besonders kräftig entwickelte Muskeln an, welche von der Rückenfläche der Segmente an über die Seitenflächen sich ausbreiten und schräg von vorn an den Gelenkkopf herantreten. Der eine (4) liegt aussen und verdeckt theilweise den kräftigen, vom oberen Vorderrande des Segmentes entspringenden Nachbar (5). Die Hinterfläche der Abdominalsegmente wird von einem gerade absteigenden Muskel eingenommen, welcher gelegentlich deutlich in zwei gleichfalls gegen die Aussenfläche convergirende Partieen (7 und 8) gesondert ist. An den Vorderrand des Gelenkkopfes tritt nur ein schmaler, vom seitlichen Vorderrand des Segmentes entspringender Muskel (3), während an die Innenfläche sich drei Muskeln inseriren. Einer derselben (6) entspringt von der Dorsalfläche und ist besonders kräftig ausgebildet, wenn er auch bei seitlicher Ansicht weniger hervortritt, weil ihn die mit 4 und 5 bezeichneten Muskeln verdecken. An die Innenfläche des Gelenkes treten weiterhin noch zwei schmale Muskeln: ein auf der Bauchfläche des Segmentes verstreichender (9), welcher bei seitlicher Ansicht meist durch den mit 3 bezeichneten Muskel verdeckt wird, und endlich ein kleiner Muskel (10), welcher schräg vom Hinterrande des Segmentes entspringt.

Die genannten Muskelgruppen lassen sich erst bei älteren Individuen als scharf getrennte Züge wahrnehmen. Sie fehlen auch den weiblichen Exemplaren nicht, sind aber hier schwächer

entwickelt als bei den Männchen. Im Abdomen der erwachsenen geschlechtsreifen Männchen breiten sich namentlich die auf den Seitentheilen gelegenen Züge fächerförmig derart aus, dass die äusseren Lamellen die inneren fast völlig decken.

Die Schwimmfüsse mit ihren Ruderästen werden wiederum von einer ziemlich beträchtlichen Anzahl von Muskellamellen durchzogen. Die meisten Beobachter zeichnen jenen Längsmuskelzug, welcher auf der Aussenseite von dem Gelenkkopf bis zu den Ruderästen verstreicht. Ihm entspricht, wie ich ausdrücklich hervorhebe, ein genau denselben Verlauf nehmender Zug auf der Innenseite des Stielgliedes. Beide Züge (Fig. 8 m. lat.) setzen sich aus zwei Hälften zusammen, welche bald mehr, bald minder weit im Distalabschnitt des Stielgliedes auseinander weichen, um dann direkt vor dem Ansatz des Ruderastes wieder zusammenzuneigen. Untersucht man das Verhalten der Längsmuskelzüge im Querschnitt, so ergibt es sich, dass jeder derselben aus zwei parallel neben einander verlaufenden Blättern besteht, welche in den beiden vorderen Hälften bei erwachsenen Männchen durch einen ziemlich weiten Zwischenraum getrennt bleiben, in den hinteren jedoch sich fest aneinander schmiegen (Taf. 8. Fig. 9). Nicht nur die Seitenflächen des Stielgliedes, sondern auch seine Hinterfläche ist mit Längsmuskeln ausgestattet. Ich finde hier zwei getrennte Züge (m. post.), einen inneren breiteren und einen äusseren schmäleren, welche gleichfalls vom Gelenk bis zur Insertion der Ruderäste verstreichen. Wenn ich endlich noch erwähne, dass an die Basis jeden Ruderastes zwei kleine Muskeln (m. r.), ein innerer und ein äusserer, schräg von vorn herantreten, so hätte ich der im Stielgliede gelegenen Gruppen Erwähnung gethan.

In den Ruderästen lassen sich zarte Längsmuskelfasern (Fig. 8, x) nachweisen, welche auf der Hinterfläche verstreichen und im ersten Segment an einer Stelle beginnen, wo ein kleiner, pyramidenförmiger Muskel (y) endet, der von der Vorderfläche des genannten Segmentes seinen Ursprung nimmt. Der zuletzt erwähnte Muskel heftet sich an einen zapfenförmigen Vorsprung des Stielgliedes an und kommt lediglich dem äusseren Ruderaste zu.

6. Schlussbemerkungen.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde der Versuch gemacht, die sekundären Geschlechtscharaktere der männlichen Phronimiden in ihrer allmählichen Entwicklung und definitiven Gestaltung zu schildern. Es ergab sich hierbei, dass es einerseits die Antennen und der die Schwimmfüsse tragende Abdominalabschnitt, andererseits die bekanntlich am zweiten bis vierten Brustfusspaar der Weibchen auftretenden Brutlamellen sind, welche sinnfällige Abweichungen zwischen beiden Geschlechtern erkennen lassen, während die Gestaltung der Scheerenhand am fünften Thoracalfusspaare bei beiden Geschlechtern (namentlich, wenn man gleich grosse Männchen und Weibchen vergleicht) kaum irgend erhebliche Differenzen aufweist. Nach den übereinstimmenden Angaben früherer Beobachter lassen weiterhin weder die Mundwerkzeuge, noch auch die Extremitätenpaare (mit Ausnahme des oben erwähnten) Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern erkennen. Wenn man früherhin geneigt war, auch in der Form der Scheerenhand charakteristische Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern zu erblicken, so geschah dies wesentlich auf Grund einer Verwechslung, insofern das Männchen der *Phr. Colletti* auf die *Phr. sedentaria* bezogen wurde. Nachdem ich indessen nachwies, dass das bisher unbekannt gebliebene Männchen der *Phr. sedentaria* charakteristische Unterschiede von jenem der *Phr. Colletti*

erkennen lässt, so gelingt es nicht mehr, die Differenzen in der Scheerenhand als einen sekundären Geschlechtscharakter ersten Ranges hinzustellen. Die Greifhand der grossen Weibchen von *Phr. sedentaria* ist von derjenigen der jugendlichen Weibchen ebenso verschieden wie von jener der zugehörigen erwachsenen Männchen. Da nun die Weibchen der *Phr. sedentaria* die ansehnliche Grösse von 35 mm erreichen (diejenigen der *Phr. Colletti* scheinen nicht viel grösser als die geschlechtsreifen Männchen zu werden) und bei diesem Wachsthum einer ständigen, wenn auch nicht gerade auffälligen Metamorphose unterliegen, so mahnt diese Thatsache zur Vorsicht bei Aufstellung neuer Arten.

Schon Claus (1872, p. 337) hat mit Recht hervorgehoben, dass die als *Phr. custos Risso* und *Phr. atlantica White* unterschiedenen Arten offenbar der kosmopolitischen *Phr. sedentaria* zugehören, und ich selbst habe späterhin den Versuch gemacht (1889, p. 381 ff.), die durch Stebbing (1888) geschilderten *Phronima*-Arten einerseits auf *Phr. sedentaria*, andererseits auf *Phronima Colletti* (= *Diogenes*) zurückzuführen. Wenn ich auf diesen Punkt nochmals zurückkomme, so geschieht dies wesentlich mit Rücksicht auf die neueste systematische Bearbeitung der Phronimiden durch Bovallius (1889). Der schwedische Forscher zerlegt die Gattung *Phronima* in nicht weniger denn sieben Arten. Wer sich indessen die Mühe nimmt, jugendliche und erwachsene Exemplare der *Phr. sedentaria* von einem und demselben Fundort (mir liegen sie in reicher Zahl von Villafranca vor) nach den von Bovallius für specifisch erachteten Charakteren zu durchmustern, wird sich überzeugen, dass entschieden verschiedene Entwicklungszustände und ein unleugbarer Fluss in der äusseren Erscheinung zur Aufstellung mehrerer, vermeintlich wohl getrennter Arten Veranlassung gegeben hat. Ich kann weder die Artberechtigung der *Phr. solitaria*, *atlantica*, *spinosa* und *pacifica* anerkennen, noch auch glaube ich, dass die als *tenella* geschilderte Form von jüngeren Individuen der *sedentaria* so verschieden ist, dass ihr der Werth einer besonderen Art zukommt. Nach meiner Ansicht gehören die genannten Formen einerseits dem Kreise der *sedentaria*, andererseits jenem der *Colletti* zu. Ich will sicherlich nicht in Abrede stellen, dass eine kosmopolitische Species in den verschiedenen Oceanen lokale Varietäten bildet, welche unter Umständen so charakteristische Abweichungen aufweisen, dass es dem individuellen Ermessen überlassen bleibt, sie als besondere Arten aufzufassen. Als solche wird sie indessen der Systematiker erst anerkennen, wenn eingehend dargelegt wird, dass sie von den entsprechenden Stadien der je nach ihrem Alter recht variabeln *Phr. sedentaria* verschieden sind. Dieser Nachweis ist bis jetzt noch nicht geführt, und so gestatte ich mir, in einer tabellarischen Uebersicht die von Bovallius aufgestellten Arten einerseits dem Formenkreis der *Phr. sedentaria*, andererseits jenem der *Phr. Colletti* zuzuweisen.

Phronima spinosa Bov. „ *atlantica Guér. Ménev.* „ *tenella Stebb.* „ *solitaria Guér. Ménev.*	Formenkreis der *Phronima sedentaria Forsk.*
Phronima pacifica Streets	Formenkreis der *Phronima Colletti Bov.*

Litteraturverzeichniss.

Bovallius, C., Systematical list of the Amphipoda Hyperiidea, in: Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 11, Nr. 16. Stockholm, 1887.

— Contributions to a monograph of the Amphipoda Hyperiidea. Part. I, 1. 10 Tafeln. 1887, in: Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar, Band 21, Nr. 5. — Part. 1. 2. 18 Taf. 1889, ibid. Band 22, Nr. 7.

— The Oxycephalids, in: Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal. Ser. III. Upsala 1890.

Chun, C., Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise; II. Abth., in: Sitzungsber. d. Akad. d. Wissenschaften. Berlin 1889. XXX. p. 519—552. Taf. III.

Das Männchen der Phronima sedentaria, nebst Bemerkungen über die Phronima-Arten, in: Zool. Anzeiger, 12. Jahrg. 1889, p. 378—382.

Claus, C., Bemerkungen über Phronima sedentaria Forsk. und elongata n. sp., in: Zeitschrift für wissensch. Zool. Band 12. 1863, p. 189—196, Taf. 19.

Claus, C., Zur Naturgeschichte der Phronima sedentaria Forsk., ibid. Bd. 22, 1872, p. 331—338. Taf. 26 und 27.

— — Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. Zool. Institut Wien. Bd. 2. Wien 1879, pag. 59—146, Taf. 1—8.

— — Die Platysceliden. Wien, 1887, mit 26 Taf.

Gerstaecker, A., Arthropoda; Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. 5, II. Abth., 1881 1891.

Mayer, P., Carcinologische Mittheilungen: I. Ueber die Drüsen in den Beinen der Phronimiden, in: Mitth. der Zool. Station Neapel, Bd. 1, 1879, p. 40—48, Taf. 1.

Pagenstecher, A., Phronima sedentaria, in: Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 27, 1861, p. 15—39, Taf. 1-3.

vom Rath, O., Ueber die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode, in: Ber. d. Naturf. Ges., Freiburg i. B., Bd. 9, p. 137—164, Taf. 2, 1894.

Stebbing, Th., Report on the Amphipoda. Report Scient. Res. Voy. Challenger, Zool. Vol. 29, 1888.

Fünftes Kapitel.

Ueber pelagische Tiefsee-Schizopoden.

Inhaltsverzeichniss.

V. Kapitel.

Ueber pelagische Tiefsee-Schizopoden.

I. Zur Biologie der pelagischen Schizopoden.

Die neueren Untersuchungen über die horizontale und bathymetrische Vertheilung der pelagischen Organismen — oder, um uns eines von Hensen eingeführten Ausdruckes zu bedienen, des „Plankton" — haben übereinstimmend gelehrt, dass die Schizopoden einen wichtigen und constanten Bruchtheil der schwimmenden Thierwelt nicht nur in den tropischen und gemässigten, sondern auch in den polaren Regionen abgeben. Allerdings betheiligen sich die Vertreter der beiden Unterordnungen, nämlich der Euphausiden und der Mysideen, sehr ungleich an der quantitativen Zusammensetzung des Plankton, insofern die Mysideen weit seltener vorkommen, als die mit Leuchtorganen ausgestatteten Euphausien.

Die **Mysideen** scheinen einen Aufenthalt in der Nähe des Grundes, sei es im Flachwasser, sei es in grossen Tiefen, zu bevorzugen und nur wenige Gattungen führen eine hochpelagische Lebensweise. Manche derselben nehmen durch ihre Anpassungen an das Schwebvermögen, wie sie sich in spinnenförmig verlängerten Extremitäten und in enorm langen Antennen aussprechen, ein besonderes Interesse in Anspruch. Unter diese für die hohe See charakteristischen Formen rechne ich ausser der Gattung *Siriella* Dana noch die vom „Challenger" erbeutete *Euchaetomera* G. O. Sars (1885, pag. 211), die von mir im Mittelmeere entdeckte *Arachnomysis* (1887, p. 32), die von der Plankton-Expedition im tropischen Atlantic gefischte *Caesaromysis* Ortmann (1893, p. 24) und endlich die von mir noch zu schildernde Gattung *Brutomysis* Chun. Ihre Fühler erreichen bei *Arachnomysis* eine Länge von 25 mm und übertreffen den Körper an Länge um nahezu das Vierfache, während sie ihm bei dem männlichen Exemplar der *Brutomysis Vogtii*, welches ich vor Funchal in grösserer Tiefe fischte, ungefähr gleichkommen.

Die genannten Mysideengattungen scheinen zum Theil eine weite horizontale Verbreitung aufzuweisen. *Siriella* ist in den tropischen und subtropischen Regionen aller Oceane verbreitet und zwar scheint speziell *S. Thompsoni* ein wahrer Kosmopolit zu sein. In den tropischen und subtropischen Gebieten des Pacific und Atlantic ist *Euchaetomera* verbreitet, welche die Challenger-expedition zuerst im Pacific erbeutete, bis späterhin ihr Vorkommen im Atlantic von der Plankton-Expedition nachgewiesen wurde. Wenn ich schliesslich noch hinzufüge, dass *Arachnomysis* bis jetzt lediglich im Mittelmeere von mir aufgefunden wurde (1887, p. 32) und dass *Caesaro-*

mysis von der Plankton-Expedition nur im tropischen Theile des Atlantic erbeutet wurde (Ortmann 1894, p. 24), so hätte ich der wesentlichen Daten über die horizontale Verbreitung der Mysideen gedacht.

An der Oberfläche sind von den hochpelagischen Mysideen die *Siriella*-Arten verbreitet. Der Bau der Augen bei den Gattungen *Euchaetomera*, *Arachnomysis*, *Caesaromysis* und *Brutomysis* deutet indessen darauf hin, dass sie Formen repräsentiren, welche auf dunkle Regionen angewiesen sind und nur selten an die Oberfläche gerathen. Die Challenger-Expedition erbeutete *Euchaetomera* an der Oberfläche des Pacific, während ich *Brutomysis* mit dem offenen Tiefennetz fischte. *Arachnomysis* und *Caesaromysis* sind gleichfalls nur in dem Inhalt der Tiefennetze gefunden worden und zwar ist speziell für *Caesaromysis* durch einen Schliessnetzfang der Plankton-Expedition das Vorkommen zwischen 400—200 Metern Tiefe nachgewiesen worden (Ortmann 1894, p. 24).

Ungleich häufiger als die Mysideen treten im Plankton die **Euphausiden** auf. Sie geben einen wichtigen und constanten Bruchtheil des Materiales an pelagischen Organismen in allen Oceanen ab. Manche Gattungen, so z. B. *Euphausia* und *Thysanopoda*, sind nicht nur in den tropischen und gemässigten Meeren heimisch, sondern finden sich auch in den arktischen Regionen. *Euphausia pellucida* ist zudem ein typischer Cosmopolit, welcher in kalten und warmen Strömungen, im tropischen und arktischen Theile des Atlantic und Pacific verbreitet ist und weder dem Mittelländischen Meere, noch dem Indischen Ocean fehlt. Ebenso wenig wählerisch gegen ausgedehnte Temperaturschwankungen ist *Thysanopoda microphthalma* G. O. Sars, welche der „Challenger" in der Sargasso-See, die Plankton-Expedition hingegen in der Irminger-See erbeutete (Ortmann 1894, p. 9). Die übrigen *Thysanopoda*-Arten sind in den tropischen und subtropischen Gebieten des Atlantic und Pacific verbreitet. Von der Gattung *Nyctiphanes* G. O. Sars ist die einzige bis jetzt bekannt gewordene Art, *N. australis* G. O. Sars, lediglich im Pacific beobachtet worden. Die Challenger-Expedition sammelte sie in der Australischen See, während der „Albatross" dieselbe Art im östlichen Pacific (vom Golf von Californien und Panama bis zu den Galapagos- und Sandwich-Inseln) nachwies. Eigenthümlich gestaltet sich die Verbreitung der *Thysanoëssa*-Arten, insofern *Th. neglecta* Kroy., *longicaudata* Kroy. die nordischen Meere bevölkern (Ortmann 1894, p. 14), während *Th. gregaria* G. O. Sars kosmopolitisch durch alle Meere verbreitet ist (G. O. Sars 1885, p. 124, Ortmann 1894, p. 15). *Th. macrura* G. O. Sars scheint hingegen nach den Befunden des „Challenger" wesentlich auf die antarktischen Regionen beschränkt zu sein.

Zu den bemerkenswerthesten und bizarrsten Formen unter den Euphausien gehören die durch G. O. Sars bekannt gewordenen Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron*, welche durch die Umwandlung des zweiten *(Nematoscelis)* resp. dritten *(Stylocheiron)* Brustfusspaares zu mächtigen Raubfüssen charakterisirt sind. Die staunenswerthe Länge ihrer Fühler, welche freilich bei dem Materiale der Challenger- und Plankton-Expedition abgebrochen waren, ist zuerst durch die von mir im Mittelmeere (1887, Taf. IV, Fig. 1) und Atlantischen Ocean (1889, Taf. III, Fig. 3) bei schonender Fangmethode erbeuteten Exemplare bekannt geworden. *Nematoscelis* und *Stylocheiron* sind durch alle Oceane verbreitet und dabei so häufig, dass sie einen ansehnlichen Bruchtheil der hochpelagischen Fauna abgeben. *Nematoscelis megalops* scheint die kalten und gemässigten Gebiete zu bevorzugen, insofern sie von dem „Challenger" (G. O. Sars 1885, p. 131) und von der Plankton-Expedition (Ortmann 1894, p. 15) in den südlichen Theilen des Atlantic und in den polaren Regionen (Irminger-See) aufgefunden wurde. Der „Albatross" constatirte allerdings ihr

Vorkommen auch zwischen San Francisco und den Sandwich-Inseln (Ortmann 1894 a. p. 103). Die übrigen Arten von *Nematoscelis* und *Stylocheiron* sind hauptsächlich in den tropischen und subtropischen Regionen verbreitet.

Was nun die vertikale Verbreitung der Euphausien anbelangt, so kann ich mit Genugthuung constatiren, dass meine früheren Befunde (1887, p. 29—32, 1889, p. 17—19) eine willkommene Bestätigung und werthvolle Ergänzung durch die Ergebnisse der Plankton-Expedition finden. Mit Nachdruck habe ich darauf hingewiesen, dass namentlich die Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron* einen wichtigen Bruchtheil der in grösseren Tiefen lebenden pelagischen Organismen abgeben und meine Voraussage, dass unter den zwischen 600 und 1000 Metern von der Plankton-Expedition constatirten Schizopoden „die Gattung *Stylocheiron* eine hervorragende Rolle spielt" (1893, p. 570) ist in vollem Umfange durch die Darlegungen Ortmann's (1894, p. 16—20, 101—104) bestätigt worden. Da indessen auch die übrigen Euphausien in beträchtliche Tiefen hinabsteigen, so fasse ich die bisherigen Ermittelungen über die vertikale Verbreitung kurz zusammen.

Euphausia pellucida ist nicht nur durch ihre kosmopolitische Verbreitung in warmen und kalten Meeren, sondern auch durch ihre „bathymetrische Energie" in besonderem Maasse bemerkenswerth. Ich fand sie im Golfe von Neapel an der Oberfläche nicht nur bei nächtlichen Excursionen, sondern auch gelegentlich bei grellem Sonnenschein um die Mittagszeit sowohl im Frühling wie im Sommer (1887, p. 53). Des letzteren Umstandes thue ich deshalb besonders Erwähnung, weil in dem Berichte über die Expedition des „Albatross" (Ortmann 1894, a. p. 108) hervorgehoben wird, dass *Euphausia pellucida* und verwandte Arten (*E. gracilis*, *mucronata*, *Nyctiphanes australis*) nur während der Nacht an der Oberfläche des Pacific erbeutet wurden. Ich wurde indessen schon bei meinen ersten Ausfahrten darauf aufmerksam, dass die genannte Art auch in beträchtliche Tiefen herabsteigt und im Mittelmeere besonders zwischen 100—500 m häufig ist. In zwei Schliessnetzzügen aus 600 m und 800 m Tiefe konnte ich sie in je einem Exemplar nachweisen.

Mit diesen Befunden stimmen die Ergebnisse der Plankton-Expedition durchaus überein: *Euphausia pellucida* fand sich nicht nur an der Oberfläche, sondern auch in zwei Schliessnetzfängen in der Tiefe von 300 bis 500 m und von 700 bis 900 m vor. „Das Vorkommen in den Tiefen zwischen 300 und 700 m wird auch dadurch wahrscheinlich gemacht, dass die Vertikalnetzfänge von grösserer Tiefe (500 m) meist eine verhältnissmässig grosse Anzahl von Exemplaren aufweisen." (Ortmann 1894, p. 11.)

Bei meiner späteren Fahrt im Atlantischen Ocean fand ich *Euphausia gracilis* Dana und *E. gibba* G. O. Sars in allen Fängen mit dem offenen Tiefennetz bis zu 1500 m, ausserdem aber auch an der Oberfläche. Die Plankton-Expedition bestätigt dies Verhalten für *E. gracilis* und wies durch zwei Schliessnetzfänge ihr Vorkommen in Tiefen zwischen 500 und 700 m und in 1000 bis 1200 m nach. In keinem Oberflächenfang fanden sich weiterhin *Euphausia pseudogibba* Ortmann und *E. gibboides* Ortmann; das Vorkommen von *E. pseudogibba* in grösserer Tiefe wird zudem durch zwei Schliessnetzfänge zwischen 450 bis 650 m bewiesen.

Fassen wir also die Resultate über die vertikale Verbreitung der Gattung *Euphausia* zusammen, so ergibt es sich, dass sie von der Oberfläche an bis zu beträchtlicher Tiefe herabsteigt. Speziell für *Euphausia pellucida*, *pseudogibba* und *gracilis* ist die Verbreitung zwischen 500 und 1200 m Tiefe mit Sicherheit durch Schliessnetzfänge erwiesen. Mit diesen Ergebnissen

stehen die Erfahrungen des „Albatross“ nicht im Widerspruch, zumal da *Euphausia mucronata* im geschlossenen Theil des Tanner-Netzes aus einer Tiefe von 360 m erbeutet wurde (Ortmann 1894 a., p. 109).

Für die Gattung *Thysanopoda* ist ein Absteigen in grössere Tiefen durch die Befunde des „Albatross“ und der Plankton-Expedition wahrscheinlich gemacht. In dem geschlossenen Theile des Tanner-Netzes fand sich aus einer Tiefe von 360 m (Golf von Panama) ein Exemplar der *Thysanopoda Agassizi* Ortmann (Ortmann 1894 a., p. 100) und die Plankton-Expedition wies durch Stufenfänge in der Irminger See nach, dass *Th. microphthalma* G. O. Sars zwischen 400 und 600 m verbreitet war.

Ueber die vertikale Verbreitung der Gattungen *Nyctiphanes* und *Thysanoëssa* liegen genauere Nachrichten nicht vor. Sie sind an der Oberfläche verbreitet, fanden sich aber auch in dem Inhalt der Tiefennetze an Stellen, wo sie an der Oberfläche fehlten.

Wenn ich früherhin mit Nachdruck darauf hinwies, dass die Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron* typische Tiefenbewohner der hohen See abgeben, so möchte auf den ersten Blick die Thatsache befremden, dass sie gelegentlich auch an der Oberfläche erbeutet wurden. Das Vorkommen an der Oberfläche ist durch G. O. Sars (1876), durch die Challenger-Expedition, durch meine Befunde an den Canaren (1889) und durch die Plankton-Expedition (Ortmann 1894) erwiesen worden. Immerhin sind die Funde an der Oberfläche so spärlich im Vergleich mit der reichen Ausbeute der Tiefennetze, dass der Verdacht vorliegt, es möchten nur unter besonderen Umständen die genannten Genera an die Oberfläche gerathen. Unfehlbar wird man auf *Nematoscelis-* und *Stylocheiron*-Arten rechnen können, wenn man an Stellen, wo sie wochenlang an der Oberfläche fehlten, die Netze in Tiefen von 400 m an versenkt. Sie wimmeln dann manchmal von jugendlichen und erwachsenen Exemplaren dieser merkwürdigen Wesen.

Ihr Vorkommen an der Oberfläche befremdete mich dermaassen, dass ich genauer auf die äusseren Umstände achtete, unter denen ich ein solches an den Canarischen Inseln beobachtete. Da meine hierauf bezüglichen Wahrnehmungen, welche ich in meinem Reiseberichte publicirte, (1889, p. 32) vollständig unbeachtet blieben, so gestatte ich mir dieselben wörtlich wiederzugeben: „Die canarischen Fischer machten mich darauf aufmerksam, dass kurz nach Eintritt des Vollmondes die Strömungen ziemlich rasch zu fliessen beginnen, dass späterhin die Stromgeschwindigkeit abnimmt und in der vorletzten Woche vor Eintritt des Vollmondes gleich Null ist. Thatsächlich ist denn auch diese Beeinflussung der Stromgeschwindigkeit durch den Vollmond eine so auffällige, dass ich zu der angegebenen Zeit mit dem Boote oft weit vom Lande abgetrieben wurde, wenn im Eifer des Sammelns inmitten grosser Strömungen das rasche Fliessen nicht beachtet wurde.

Höchst merkwürdig nehmen sich nun die Strömungen — und zwar auch die kleineren Seitenzweige — aus, wenn bei Eintritt des Vollmondes das oft etwas dunkler blau gefärbte Strömungswasser sich in Bewegung zu setzen beginnt. Schon von Weitem fällt eine wirbelartige Bewegung auf, welche von der Tiefe nach der Oberfläche gerichtet ist und Alles ergreift, was von pelagischen Organismen im Bereiche der Strömungen flottirt. Ein Schöpfen grösserer Formen mit den Gläsern ist nicht möglich; sie steigen durch die Bewegung des Wassers mitgerissen aus der Tiefe auf und sinken, an der Oberfläche angekommen, ebenso rasch wieder hinab. Ich musste an den zwei oder drei Tagen vor und während des Eintrittes des Vollmondes (so lange dauert es, bis der Strom ruhig fliesst) auf das Gerathewohl die Netze herablassen und

erbeutete dann auch regelmässig zu jener Zeit Thierformen, welche ich unter anderen Verhältnissen nur mit den Tiefennetzen erhielt, bezw. nie an der Oberfläche beobachtete."

Dem Gesagten füge ich hinzu, dass in denselben Monaten, wo ich im Winter 1887/88 diese Beeinflussung der Strömungsgeschwindigkeit durch den Vollmond beobachtete, auch auf dem „United St. coast steamer-Blake" ähnliche Wahrnehmungen im Gebiete des Golfstromes gemacht und durch Messungen belegt wurden. (Exploration of the Gulf Stream by Lieut. J. E. Pillsburg, in: Silliman, Americ. Journ. of Science, III Ser. Vol. XXXVI, 1888, p. 225).

Die genannten Perioden waren es nun, wo ich neben anderen seltenen pelagischen Organismen auch die *Stylocheiron*- und *Nematoscelis*-Arten an der Oberfläche erbeutete. Kritische Geister, welche in nörgelnden Bemerkungen schwelgen und das Zählen von Crustaceenborsten zum Lebensberuf wählten, mögen freilich ein Anathema über Jenen aussprechen, der schwimmende Organismen für Tiefenbewohner erklärt, trotzdem sie unter besonderen Umständen auch an die Oberfläche gerathen. Wenn sie auch durch die späteren Darlegungen über den Bau der Facettenaugen nicht davon zu überzeugen sind, dass hier Strukturverhältnisse vorliegen, die lediglich durch den Aufenthalt in unbelichteten Regionen ihre Erklärung finden, so mögen sie doch wenigstens den Schliessnetzbefunden einigen Werth beimessen, welche unzweideutig lehren, dass die genannten Euphausiengattungen in grossen Tiefen verbreitet und gemein sind.

Nematoscelis Sarsi Chun, eine der *N. tenella* G. O. Sars nahestehende Art, fand ich in dem Inhalt des in 1300 m Tiefe versenkten Schliessnetzes (1887, p. 32). Die Plankton-Expedition wies *Nematoscelis rostrata* in einem Schliessnetzfange aus 400 bis 600 m, *N. tenella* aus einem Schliessnetzfange von 450 bis 650 m und *N. microps* aus einem ebensolchen von 600 bis 800 m Tiefe nach (Ortmann 1894, p. 16).

Stylocheiron mastigophorum Chun, die häufigste Art der genannten Gattung, fand ich in Schliessnetzfängen aus 600 m und 900 m Tiefe im Mittelmeere (1887, p. 32). Im Atlantischen Ocean beobachtete ich sie in einem Schliessnetzfang aus 500 m Tiefe (1889, p. 18).

Die Plankton-Expedition wies durch ihre Schliessnetzfänge das Vorkommen von *Stylocheiron abbreviatum* und *St. Suhmi* aus den Tiefen von 1300 bis 1500 m nach (Ortmann 1894, p. 17 und 18).

Auch im Pacifischen Ocean sind im geschlossenen Theile des Tanner-Netzes *Nematoscelis microps* G. O. Sars und *Stylocheiron flexipes* Ortmann aus einer Tiefe von 380 m erbeutet worden (Ortmann 1894 a., p. 109).

Mit Rücksicht auf die hier mitgetheilten Thatsachen dürfte wohl kaum daran zu zweifeln sein, dass die Arten der Gattung *Nematoscelis* und *Stylocheiron* einen wichtigen und zudem auffälligen Bruchtheil der im Dämmerlichte oder in völlig dunklen Regionen schwebenden pelagischen Fauna abgeben. Ein Blick auf die von Ortmann entworfene Karte über die quantitative Verbreitung der Gattung *Stylocheiron* (1894, Taf. VIII, p. 101—104) nach den Tiefenfängen mit dem Vertikalnetz lehrt, dass sie nördlich vom 45. Breitegrad den gemässigten und kalten Regionen des Atlantic fehlt, in den subtropischen und tropischen Regionen hingegen mit auffälliger Constanz auftritt.

Bevor ich indessen den Nachweis führe, dass der eigenartige Bau der Augen bei den Schizopodengattungen *Thysanoëssa*, *Nematoscelis*, *Stylocheiron*, *Euchaetomera*, *Caesaromysis*, *Brutomysis* und *Arachnomysis* lediglich in der Anpassung an den Aufenthalt in unbelichteten Regionen seine Erklärung findet, sei es gestattet, einige Arten kurz zu charakterisiren, auf welche ich bei der

späteren Darstellung öfter zurückkommen werde. Es sind dies einerseits das von mir früherhin kurz beschriebene *Stylocheiron mastigophorum* und weiterhin zwei prächtige neue Formen, nämlich *Stylocheiron chelifer* und *Nematoscelis mantis*. Ihnen lasse ich eine eingehendere Charakteristik der *Arachnomysis Leuckartii* und der neuen Gattung *Brutomysis* folgen.

2. Stylocheiron mastigophorum Chun.

Tafel IX.

Unter allen Arten der Gattung *Stylocheiron* traf ich keine constanter und häufiger im Mittelmeere und Atlantischen Ocean (vom Golfe von Biscaya bis zu den Canaren) an, als *Stylocheiron mastigophorum*. Mit den übrigen Vertretern der Gattung verglichen weist sie eine mittlere Grösse auf, insofern sie eine Länge von 6 bis 8 mm erreicht. Diese Maasse beziehen sich auf die Körperlänge vom Rostrum bis zur Schwanzspitze; rechnet man freilich die enorm langen zweiten Antennen hinzu, so ergibt sich für grosse Weibchen eine Gesammtlänge von 20 mm. Im Allgemeinen sind die Weibchen häufiger, als die Männchen und wenn ich nach dem vorliegenden reichhaltigen Materiale mir eine ungefähre Schätzung erlauben darf, so würde auf etwa fünf bis sechs Weibchen ein Männchen kommen.

Ich beschrieb *St. mastigophorum* kurz im ersten Hefte dieser Zeitschrift (1887, p. 30—31, Taf. IV, Fig. 1) und hob hervor, dass es dem *St. longicorne* G. O. Sars zwar nahe verwandt ist, aber doch durch einige charakteristische Merkmale sich leicht von der letztgenannten Art unterscheiden lässt. Wenn Ortmann (1894, p. 18) *St. mastigophorum* mit *St. longicorne* G. O. Sars für identisch erklärt, so hätte ein Vergleich zwischen den von mir und von Sars (1885, Taf. 27, Fig. 5) entworfenen Abbildungen ihn belehren sollen, dass die von mir betonten Unterschiede im Längenverhältniss der Endopoditen des ersten, zweiten und sechsten Brustfusspaares auffällig genug sind, um beide Arten — abgesehen von den sonstigen Differenzen — auseinander zu halten. Sars hat allerdings *St. longicorne* nicht so eingehend beschrieben und abgebildet, wie die übrigen Arten und da er zudem versichert (1885, p. 145) dass er *St. longicorne* in Messina 1876 beobachtet habe, so möchte man vermuthen, dass es sich um dieselbe Art handelt, welche ich so häufig in den grösseren Tiefen des Mittelländischen Meeres erbeutete. Da indessen in dem Mittelmeere auch noch andere *Stylocheiron*-Arten verbreitet sind, welche an bizarrer Länge ihrer Antennen hinter *St. longicorne* und *mastigophorum* kaum zurückstehen, so kann unmöglich der Fundort Veranlassung geben, über die Differenzen in den Abbildungen wegzusehen und kurzer Hand beide Formen für identisch zu erklären. Ich möchte denn auch vermuthen, dass die Mehrzahl der von Ortmann auf *St. longicorne* bezogenen Exemplare unserer Art angehört.

Stylocheiron mastigophorum (Taf. IX, Fig. 1) besitzt eine schlanke Körperform. Beide Geschlechter unterscheiden sich — wenn wir von den Körperanhängen absehen — dadurch, dass der Thorax der Weibchen plumper ist, als derjenige der gestreckteren Männchen. Namentlich wenn die Weibchen vor der Eiablage stehen und die ganze Dorsalhälfte des Thorax bis in die Nähe des Rostrums mit grossen Eiern erfüllt ist, hebt sich die Brustregion durch ihren Umfang deutlich von dem Abdomen ab. Dabei ist die Thorakalregion des Weibchens relativ länger, als diejenige des Männchens; bei drei Männchen finde ich das Verhältniss zwischen der Länge des

Thorax zu jener des Abdomens (von der Spitze des Rostrums bis zur Schwanzspitze gemessen) wie 1 : 3, bei den Weibchen hingegen nahezu wie 1 : 2. Die verschmolzenen Thorakalsegmente lassen auf der Bauchseite zwischen den einzelnen Fusspaaren noch ihre Grenzlinien erkennen; am schärfsten treten sie an jenen Segmenten hervor, welche das vierte, fünfte und sechste Beinpaar tragen. Die fünf vorderen Abdominalsegmente mit ihren relativ kleinen abgerundeten Epimeralplatten sind von annähernd gleicher Länge, obwohl gelegentlich Schwankungen vorkommen und ein Segment kürzer als die übrigen ist. Stets ist indessen sowohl bei Weibchen wie bei Männchen das sechste Abdominalsegment etwas länger als das fünfte.

Der Cephalothorax ist glatt, nur sehr schwach gekielt und läuft in ein scharf zugespitztes Rostrum aus. Bei den Weibchen ist das Rostrum doppelt so lang als bei den Männchen. Auf diesen sekundären Geschlechtscharakter, den ich ausnahmslos bei sämmtlichen Individuen bestätigt finde, hat keiner der früheren Beobachter aufmerksam gemacht. Die beiden Abbildungen Fig. 2 und 3 auf Taf. IX mögen die relativen Grössenverhältnisse des Rostrums beider Geschlechter demonstriren; sie lehren dass bei dem Männchen die Spitze des Rostrums nur wenig über den Augenstiel vorragt, während sie bei dem Weibchen sich scharf vorzieht und gelegentlich schwach abwärts gebogen ist. Es ist mir schwer erfindlich, einen Grund für dieses differente Verhalten des Rostrums bei beiden Geschlechtern anzugeben — jedenfalls lehrt diese Thatsache, dass die relativen Grössenverhältnisse des Rostrums nur dann in die Speciesdiagnose aufgenommen werden dürfen, wenn die entsprechenden Geschlechter mit einander verglichen werden. Wenn G. O. Sars (1885, p. 146) z. B. die Kürze des Rostrums bei *St. elongatum* besonders betont, so zeigt ein Blick auf seine Abbildung, dass die Beschreibung nach einem männlichen Exemplar entworfen ist.

Die Augen sind relativ sehr gross und zerfallen in ein teleskopartig vorgeschobenes Frontauge und in ein kugliges Seitenauge. Da die Zahl der Facettenglieder mit dem Alter zunimmt, so gewinnt das Frontauge bei grossen Exemplaren eine cylindrische Form, während es bei allen übrigen *Stylocheiron*-Arten die auch den jüngeren Exemplaren zukommende Gestalt eines abgestutzten Kegels bewahrt. Die Innenfläche der Augen wird durch die mächtige Entwicklung des Augenganglions aufgetrieben; bei seitlicher Ansicht hebt sich die ganglionäre Partie von dem Frontauge durch einen Ringwall ab.

Die ersten (inneren) Antennen (at' Fig. 4, Fig. 5) entspringen, in der Mediane einander berührend, unter dem Vorderrand des Cephalothorax. Ihr dreigliedriger mit Muskeln ausgestatteter Schaft ist länger als der Cephalothorax und trägt zwei relativ kurze (dem Schaft an Länge ungefähr gleich kommende) Geisseln (fl.). Das erste Schaftglied (I) übertrifft bei Männchen und Weibchen die nachfolgenden Glieder an Länge; es ist ziemlich stämmig und läuft an seinem distalen Aussenrand in einen scharfen Dorn aus. Der Distalrand ist ausgebuchtet und überschneidet die Ansatzstelle des zweiten Schaftgliedes. Er ist ebenso wie der distale Aussenrand des Gliedes mit kurzen und langen zweizeilig bewimperten Borsten ausgestattet, deren Anordnung die Figur 5 wiedergibt. Ausserdem finde ich bei allen wohlerhaltenen Exemplaren noch zehn auffällig lange Fiederborsten, welche dem inneren Dorsalrand des Gliedes in einer langgezogenen Reihe aufsitzen (s). Das zweite Schaftglied (II) ist bei dem Weibchen etwa $^2/_3$, das dritte (III) etwa $^3/_4$ so lang wie das erste; beide Glieder sind schlank und an ihrem distalen Rand mit Fiederborsten ausgestattet, von denen namentlich die vier dem zweiten Gliede zugehörigen ansehnliche Länge erreichen. Bei dem Männchen (Fig. 4) sind die zweiten

und dritten Schaftglieder auffällig stämmig und zusammengenommen kürzer als das erste Glied. Die Flagella sind gleichfalls gegliedert und zwar glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich trotz der gelegentlich undeutlichen Grenzen die Zahl der Glieder auf sieben angebe. Ihnen sitzen in regelmässigen Abständen Wimperborsten auf; auch läuft jedes Flagellum in zwei grössere Wimperborsten aus. Das untere Flagellum trägt an seiner Basis bei dem Weibchen vier schlauchförmige Sinneshaare, während es bei dem Männchen an der entsprechenden Stelle konisch aufgetrieben und mit einem dichten Pelz von Spürhaaren ausgestattet ist, welche an dem Innenrande in regelmässige Querreihen gestellt sind. Im Zusammenhange mit dem fein entwickelten Spürvermögen des Männchens schwillt denn auch der Antennenerv zu einem mächtigen Ganglion (ga.) im dritten Schaftgliede an, welches in den Basalabschnitt des unteren Flagellums übergreift und die Sinnesschläuche mit Fasern versorgt.

Wenn schon die ersten Antennen durch die ungewöhnliche Länge ihres Schaftes und durch den überreichen Besatz mit Sinneshaaren imponiren, so gilt dies nicht minder für die zweiten (äusseren) Antennen (at''). Sie entspringen seitlich von den ersten Antennen und setzen sich aus drei Schaftgliedern, aus der Schuppe und aus einer langen Geissel zusammen. Mit Einschluss der Geissel übertreffen sie den Körper mindestens um das Anderthalbfache an Länge. Das Basalglied (Fig. 4, I), kurz und stämmig, ist durch eine kräftige, aus mehreren Bündeln bestehende Muskulatur ausgezeichnet. Der Innen- und Aussenrand ist buckelförmig aufgetrieben und ausserdem wölbt sich der distale Innenrand längs der Basis des zweiten Schaftgliedes vor. Die Schuppe (sq.) sitzt dem distalen Aussenrande auf und zeichnet sich vor jener der sonstigen *Stylocheiron*-Arten durch ihre ungewöhnliche Länge aus. Sie wird nämlich (wenn man die dem Distalrand aufsitzenden Borsten einrechnet) so lang wie der Schaft der ersten weiblichen Antenne. Dabei ist sie auffällig schmal, insofern die Breite zur Länge sich etwa wie 1 : 14 verhält. Am distalen Aussenrand läuft sie in einen Dorn aus, von dem an sie konisch zugestutzt und mit langen Borsten ausgestattet erscheint. Diese sitzen auch den beiden distalen Dritteln des Innenrandes in lockeren Abständen auf. Geradezu monströse Dimensionen weisen die zweiten und dritten Schaftglieder (II und III) auf; sie sind ungefähr von gleicher Länge und dabei ist jedes derselben wiederum etwas länger als die Schuppe. Sie schwellen an ihrem Distalende ein wenig an und sind mit Muskeln ausgestattet, welche an Chitinsehnen (deren man im dritten Schaftgliede zwei nachweisen kann) angreifen. Bei einer früheren Gelegenheit (p. 118) habe ich bereits darauf hingewiesen, dass die Ausstattung von Antennengliedern mit Muskeln einen trefflichen morphologischen Charakter für die Beurtheilung derselben als Schaftglieder abgibt. Wenn ich damals die Ansicht äusserte, dass den Malakostraken allgemein drei Schaftglieder an den Antennen zukommen, so betone ich an dieser Stelle nur, dass dies Verhalten auch für die aberrantesten Schaftglieder zutrifft, welche unter den Schizopoden überhaupt beobachtet werden. Immerhin müssen wir bei der Zurückführung des Schaftes auf drei Glieder im Auge behalten, dass das erste Glied dem Protopodit einer zweiästigen Antenne entspricht, deren Exopodit als Schuppe ausgebildet ist, während die beiden proximalen Glieder des Endopoditen (bei Mysideen sogar drei) durch Einlagerung von Muskeln in den Bereich des Schaftes einbezogen werden. Da nun der Protopodit aus zwei Gliedern besteht, so wäre das erste Schaftglied zwei verschmolzenen Gliedern gleich zu erachten, welche bei manchen Dekapoden sich noch getrennt erhalten können. Die Geissel, welche ich bei mehreren Exemplaren wohl erhalten fand (Fig. 1), ist etwas länger als der Schaft. Sie setzt sich scharf von dem verdickten Distalende des dritten

Schaftgliedes ab und besteht aus sechs langen Cylindern, deren jeder am Distalende mit einer grossen Wimperborste ausgestattet ist. Ebenso wie die Flagella der ersten Antenne läuft auch sie in zwei terminale Wimperborsten aus.

Was die Mundwerkzeuge anbelangt, so zeigen zunächst die helmtörmige Oberlippe (Fig. 2) und die zweilappige Unterlippe oder Paragnathen (pgn.), welche nach Claus (1886, p. 19) die selbständig gewordenen Laden des Grundgliedes des ersten Maxillenpaares darstellen, keine wesentlichen Abweichungen von dem für die Euphausien typischen Verhalten. In die Paragnathen sind Drüsenpakete eingelagert, welche an der Basis der ersteren zusammenfliessen.

Die Mandibeln (Fig. 6) sind schlank und gegen den Kaurand zu rinnenförmig gestaltet. Der Kaurand (Fig. 7) ist concav ausgebuchtet und läuft beiderseits in kräftige Zähne aus, auf welche nach einwärts kleinere Zähnchen folgen. Wie Sars (1885, p. 139) bereits für *Stylocheiron carinatum* nachwies, so ist der völlige Mangel eines Mandibulartasters in besonderem Maasse charakteristisch für die Gattung.

Die Maxillen des ersten Paares (Fig. 8) liegen ausserhalb der Paragnathen und setzen sich aus zwei Laden (l. i. und l. s.) zusammen; sie entbehren des für die übrigen Euphausien charakteristischen lamellösen Anhanges (Exognath). Der Palpus (Endopodit) ist schlank und mit relativ wenigen (sechs) Borsten besetzt (p.); die obere Lade ist die kräftigste und trägt fünf oder sechs gelegentlich zahnförmig gestaltete Borsten, während die untere nur vier Borsten aufweist.

Die Maxillen des zweiten Paares (Fig. 9) sind im Gegensatz zu jenen der übrigen Euphausien kleiner als die des ersten und lamellenförmig gestaltet. Die untere Lade (l. i.) setzt sich nur undeutlich von der oberen (l. s.) ab und ist mit sechs Wimperborsten versehen. Die obere ist umfänglicher und weist acht Wimpern auf. Hinter ihr liegt ein kleiner mit drei Borsten ausgestatteter zapfenförmiger Vorsprung, den man als Rudiment des bei den Euphausien entwickelten Tasters (Endopodit) deuten könnte. Der Aussenrand der Maxille ist mit wenigen Wimpern ausgestattet und entspricht, obwohl er kaum vorspringt, dem Exognath (ex.).

Was die acht Brustfusspaare anbelangt, so wird das erste derselben von G. O. Sars als Maxillarfusspaar bezeichnet. Ich habe indessen schon früher (1887, p. 30) darauf hingewiesen, dass dasselbe bei den Euphausien durchaus beinartig gestaltet ist und keine Beziehungen zum Kaugeschäft erkennen lässt und lasse daher die Unterscheidung zwischen Kieferfüssen und Thorakalfüssen fallen.

Das erste Fusspaar (Fig. 10) besitzt an dem Basalglied des Protopoditen (I) eine rudimentäre mit zwei Borsten ausgestattete Kaulade. Das Stammglied (II) ist am Innenrande mit fünf kräftigeren Dornen besetzt, zwischen denen gelegentlich feinere Borsten stehen. Die Grenze zwischen Protopodit und dem Kniesegment (genu) wird nur durch den Verlauf der Muskeln angedeutet, fehlt aber dem Chitinskelett. Auch an dem platten Exopoditen (ex.) vermag ich keine integumentale Gliederung zu erkennen; er ist an seinem oberen Drittel mit langen Fiederborsten ausgestattet. Der Endopodit (en.) ist um ein Drittel länger als der Exopodit und unterscheidet sich durch seine schlanke gestreckte Form von jenem der übrigen *Stylocheiron*-Arten. Speziell bei *St. longicorne* ist nach der Abbildung von Sars der Endopodit ebenso ausgebildet wie bei *St. carinatum* G. O. Sars, insofern er bei beiden Arten dem Exopoditen an Länge gerade gleichkommt. Eine scharfe Grenze zwischen Protopodit und Genu fehlt, wie oben erwähnt wurde; die Tibia (merus) ist schlank und so lange, wie die drei nachfolgenden Segmente zusammen ge-

nommen. Der Daktylus ist mit fünf Endborsten ausgestattet; zerstreute Borsten sitzen dem Innenrand des Femur und Genu, sowie am Aussenrand von Carpus und Metacarpus auf.

Das zweite Fusspaar (Fig. 11) unterscheidet sich von dem vorausgehenden durch den kürzeren Exopoditen und beträchtlich längeren Endopoditen. Sein Basalglied (I) entbehrt der Kaulade und der Borsten; das Stammglied (II) geht ohne integumentale Grenze in das erste Glied des Endopoditen über. Der lamellenförmige ungegliederte Exopodit ist im oberen Drittel mit kräftigen zweizeilig angeordneten Schwimmborsten ausgestattet, im Proximalabschnitt glattrandig und oval verbreitert. Der Endopodit verdankt seine Länge dem schlankeren Kniesegment, welches sich nicht scharf vom Protopodit absetzt, und der Streckung der drei Endglieder, welche zusammen die Tibia an Länge übertreffen. Der Daktylus trägt vier klauenförmige Borsten, während im Uebrigen die Beborstung der Glieder nur spärlich an den unteren Gliedern und etwas reichlicher am Metacarpus ausgebildet ist.

Stylocheiron mastigophorum übertrifft durch die Länge der Endopoditen des ersten und zweiten Beinpaares alle bisher beschriebenen Arten der Gattung. Speziell gilt dies für *St. longicorne* G. O. Sars, bei dem der erste Endopodit so lange wie der erste Exopodit und auch der zweite Endopodit kaum länger als der vorausgehende ist. Eine genauere Analyse der Gliedmaassen von *St. longicorne* liegt freilich nicht vor und so können wir uns lediglich an das durch Sars von der letzgenannten Art entworfene Habitusbild halten. Sicherlich hätte Sars die sinnfällige Verlängerung der betreffenden Endopoditen angedeutet, wenn sie *St. longicorne* zukäme. Ich kann es daher nicht billigen, dass Ortmann diese ausdrücklich von mir früherhin betonten Differenzen ignorirt und *St. mastigophorum* für identisch mit *St. longicorne* erklärt. Ein Blick auf die von mir früherhin (1887, Taf. IV, Fig. 1) entworfene Abbildung zeigt doch deutlich genug die Differenzen zwischen beiden Arten, wie sie übrigens auch an den nachfolgenden Gliedmaassen entgegentreten!

Das dritte Fusspaar (Fig. 12) gibt bekanntlich durch seine auffällige Verlängerung einen wichtigen generischen Charakter für *Stylocheiron* ab. Ich finde es bei einigen Weibchen ebensolang wie den Körper, während es bei der Mehrzahl ein wenig hinter der Körperlänge zurückbleibt. Jedenfalls zeichnet sich der Endopodit des dritten Fusspaares bei *St. mastigophorum* durch sein relatives Längenverhältniss vor den anderen Arten mit relativ kürzerem aus. Die Basal- und Stammglieder des Protopoditen (Fig. 12, I und II) sind umfänglicher, als an den vorausgehenden Extremitätenpaaren, während der Exopodit (ex.) kürzer als jener des zweiten Beinpaares ist. Sein zweizeilig beborsteter Distalabschnitt hebt sich durch einen Knick von dem glatten Proximaltheil ab. Das Kniesegment (gen.) des Endopoditen ist deutlich von dem Stammglied abgegrenzt; es ist stämmig und länger als der Exopodit. Von geradezu monströsen Dimensionen zeugen Tibia und Carpus: lang und schlank ausgezogen können beide Glieder im Gelenk durch die in der Tibia gelegenen kräftigen Adduktoren und Abduktoren bald gerade gestreckt, bald bis zur parallelen Berührung eingeschlagen werden. Stets ist die Tibia länger als der Carpus; bei einem Männchen mit erhaltenem fünften Beinpaar fand ich den Carpus relativ kürzer als bei den Weibchen. Während nämlich an dem weiblichen Raubfusse die drei Endglieder (Carpus, Metacarpus und Daktylus) zusammengenommen länger sind als die Tibia, so kamen sie ihr bei dem Männchen kaum an Länge gleich. Bei einem anderen Männchen stimmten indessen die relativen Längenverhältnisse mit jenen der Weibchen überein. Der Metacarpus und Daktylus sind zu einer Greifhand umgemodelt, wie denn überhaupt das fünfte Beinpaar den Charakter

eines Raubfusses trägt. Der Metacarpus (Fig. 13 und 14 mcarp.) verbreitert sich ein wenig in distaler Richtung und birgt die beiden kräftigen als Adduktor und Abduktor des Daktylus wirkenden Muskeln. Diese heften sich an lange Chitinsehnen an, welche an der Basis des im Charniergelenk beweglichen Daktylus angreifen. Neben der Ansatzstelle des Daktylus läuft der Metacarpus in drei kräftige Dornen aus. Der mittelste derselben erreicht beinahe die Länge des Metacarpus (er wird etwa $^4/_5$ so lang) und wirkt als Zange dem längsten Dorn des Daktylus entgegen. Der äussere Dorn ist kürzer und leierförmig geschwungen, während der innere an seiner Spitze hakenförmig dem Daktylus zugebogen ist und an Grösse beträchtlich hinter den anderen zurückbleibt. Der Daktylus läuft in einen besonders kräftigen Mitteldorn aus, dessen Spitze diejenige des grossen Metacarpaldornes überragt. Er wirkt gegen den letzteren als bewegliche Greifzange und ist ebenso wie der genannte am Innenrand fein gezähnelt. Dem Daktylus sitzen nun noch vier weitere Hakendornen auf: zwei äussere, von denen der obere etwas länger ist als der untere und zwei innere, von denen umgekehrt der untere an Länge den oberen und die beiden äusseren überbietet. Jedenfalls wird durch die originelle Gestaltung der beiden Endglieder eine kräftige Pincette mit zwei grossen mittleren Greifzangen gebildet, deren Wirkung durch die sechs kleineren einander zugekrümmten Hakendornen noch erhöht wird.

Das vierte Fusspaar (Fig. 15) zeigt wiederum die gewöhnliche Form: zwei Protopoditenglieder (I und II), denen ein Exopodit von geringerer Länge als der des vorausgehenden Paares und ein von dem Stammglied sich abgrenzender Endopodit aufsitzt. An letzterem ist die Tibia etwas länger als das Kniesegment und die vier Endborsten des Daktylus zeigen die gewöhnliche Form. Die Ausstattung mit Borsten an den Gliedern des Endopoditen ist eine ziemlich reichliche.

Das fünfte Fusspaar (Fig. 16) ähnelt dem vorausgehenden: sein Basalglied (I) ist breit und schmal und der Exopodit ist wiederum etwas kleiner als derjenige des vierten Paares. Sein reichlich beborstetes Kniesegment ist ein wenig länger als die Tibia; Carpus und Metacarpus sind zu einem kurzen Glied verschmolzen und der Daktylus trägt vier Hakenborsten.

Das sechste Fusspaar nimmt insofern besonderes Interesse in Anspruch, als an ihm sekundäre geschlechtliche Differenzen ausgeprägt sind, welche weder von früheren Beobachtern erkannt wurden, noch auch unter den Euphausien in ähnlich hochgradiger Form zur Ausbildung gelangen. Bei dem Weibchen finden wir eine recht ansehnliche Extremität (Fig. 17), deren Basalglied (I) bedeutend grösser ist, als das Stammglied. Der Exopodit ist sehr klein, während der Endopodit beträchtlich länger ist, als derjenige des fünften Paares. Das Kniesegment ist schlank und länger als die Tibia; die drei letzten Glieder verschmelzen miteinander und tragen nur eine Endborste. Wenige kräftige Borsten sitzen dem Innenrand von Genu und Tibia auf. Bei dem Männchen wird das sechste Fusspaar vollständig rudimentär, entbehrt des Exopoditen und erscheint zu einem kurzen, dem Endopoditen entsprechenden Stummel reducirt (Fig. 22, p^6). Es liegt auf der Hand, dass die sexuellen Differenzen mit der Brutpflege in Zusammenhang stehen, insofern der spinnenförmig verlängerte Endopodit des Weibchens trefflich geeignet ist, die abgelegten Eier festzuhalten. Ich hebe auch weiterhin ausdrücklich hervor, dass bei *St. longicorne* nach der Abbildung von G. O. Sars der Endopodit des weiblichen sechsten Fusspaares kürzer ist, als derjenige des vorausgehenden Paares. Vergleicht man die von mir gegebene Abbildung des Weibchens von *St. mastigophorum* mit der Sars'schen von

St. longicorne, so ist der Unterschied im Grössenverhältniss des genannten Extremitätenpaares ein so auffälliger, dass an eine Identität beider Arten nicht gedacht werden kann.

Das siebente Fusspaar (Fig. 19 und 22, p^7) zeigt wiederum bei Männchen und Weibchen Differenzen, welche freilich nicht so weit gehen, wie an dem sechsten Paare. Bei beiden Geschlechtern ist in das Basalglied das thorakale Leuchtorgan (ph.) eingebettet. Das Stammglied ist relativ schmächtig ausgebildet und trägt bei beiden Geschlechtern einen unansehnlichen Exopoditen (ex.), welcher bei dem Männchen kleiner ist als bei dem Weibchen. Der Endopodit (en.) ist bei dem Männchen (Fig. 22, p^7) zu einem kurzen borstenlosen Stummel reducirt, während er bei dem Weibchen (Fig. 19) einen zweigliedrigen gestreckten Ast bildet, der in zwei Endborsten ausläuft. An Länge steht freilich der Endopodit bedeutend hinter jenem des vorausgehenden Paares zurück.

Das achte Fusspaar (Fig. 20 und 21) ist bei beiden Geschlechtern rudimentär. Sein Basalglied trägt die reich entfalteten Kiemenbüschel, während der Exopodit (ex.) an Grösse dem vorausgehenden mindestens gleichkommt. Der Endopodit (en.) ist bei Männchen und Weibchen zu einem borstenlosen Stummel rückgebildet.

Was die Kiemenbüschel anbelangt, welche als Epipodialanhänge am Basalgliede des Extremitätenstammes (Protopoditen) auftreten, so sind dieselben — wie überhaupt bei den kleineren Euphausiden — nur mässig entwickelt. Die Zahl der Kiemenschläuche vermehrt sich successive von vorn nach hinten derart, dass am zweiten und dritten Fusspaar nur ein Schlauch entwickelt ist, späterhin zwei resp. drei auftreten und erst an den drei letzten Beinpaaren eine reichere Entfaltung der Büschel sich geltend macht. Am sechsten Paare (Fig. 17 und 18) setzt sich der Büschel aus etwa sechs Schläuchen zusammen; geringer ist die Zahl am siebenten (Fig. 19), während das Kiemenbäumchen des achten Fusspaares (Fig. 20) alle vorausgehenden an Umfang überbietet. Die Kieme spaltet sich hier in einen Innen- und Aussenast, deren jeder etwa sieben Schläuche zur Ausbildung bringt. Unter den bisher bekannt gewordenen *Stylocheiron*-Arten scheint gerade *St. mastigophorum* am kärglichsten mit reicher entfalteten Kiemenbüscheln ausgestattet zu sein.

Die Pleopoden zeigen ein von den übrigen Gattungen nur wenig abweichendes Verhalten. Bei den Weibchen weisen sie die bekannte typische Gestalt auf: einen zweigliedrigen Stamm mit kleinem Basal- und grossem Stammgliede, welchem die fächerförmigen Endo- und Exopoditen aufsitzen. So ist speziell auch das erste weibliche Pleopodenpaar (Fig. 23) gestaltet, dessen Endopodit etwas kleiner ist als der Exopodit.

Die männlichen Euphausiden — und so speziell auch *Stylocheiron* — lassen bekanntlich an den beiden ersten Pleopodenpaaren sekundäre Umformungen erkennen, welche wahrscheinlich durch das Ueberführen der Spermatophoren an die weibliche Geschlechtsöffnung bedingt sind. Bei dem männlichen *Stylocheiron mastigophorum* ist der Exopodit des ersten Pleopodenpaares (Fig. 24 ex.) relativ kräftiger als bei dem Weibchen entwickelt, indem er gleichzeitig eine schwach angedeutete Gliederung in etwa sieben durch die Insertion der Schwimmborsten kenntliche Abschnitte aufweist. Der Endopodit ist zweilappig; der Aussenlappen zeigt den Charakter eines beborsteten Schwimmfusses, während der kürzere Innenlappen wie ein Plattfuss gestaltet ist. Ihm sitzen (wie namentlich bei der Betrachtung von der Schmalseite ersichtlich ist) drei derbere Haken auf, oberhalb deren sich noch ein kleiner vierter erkennen lässt (Fig. 25). Am zweiten Pleopodenpaar des Männchens (Fig. 26) wiederholt sich eine ähnliche Gestaltung der Schwimmäste;

nur ist der Innenlappen des Endopoditen länger als der mit nur 3—4 Schwimmborsten ausgestattete Aussenlappen. Der erstere trägt drei sehr feine Häkchen.

Der Schwanzfächer (Fig. 27) stimmt im Allgemeinen mit dem für die sonstigen *Stylocheiron*-Arten bekannten Verhalten überein. Das Telson ist schlank, in dem proximalen Drittel etwas verbreitert und auf der Dorsalseite mit zwei Paaren kleiner Dornen ausgestattet. Neben seiner kurzen lanzettförmigen Spitze inseriren sich die leierförmig geschwungenen Griffel, welche um ein Beträchtliches die Telsonspitze überragen. Die Uropoden sind kürzer als das Telson; ihre zweizeilig mit Schwimmborsten ausgestatteten Endopoditen sind schmal und etwas länger, als die der Antennenschuppe ähnelnden Exopoditen. Die letzteren laufen an der distalen Aussenseite in einen feinen Dorn aus und sind an der Spitze und am Innenrande mit kräftigen Schwimmborsten versehen.

Die sekundären Geschlechtscharaktere.

Bei der systematischen Beschreibung von *Stylocheiron mastigophorum* habe ich mehrfach Gelegenheit genommen auf sekundäre Geschlechtscharaktere hinzuweisen, welche weder bei der genannten Gattung, noch auch überhaupt bei den Euphausiden bisher zur Beobachtung gelangten. Ich gestatte mir daher die sekundären Geschlechtscharaktere unserer Art im Zusammenhang nochmals vorzuführen.

Der Cephalothorax des geschlechtsreifen Weibchens ist breiter und dabei relativ länger als derjenige des Männchens, insofern das Längenverhältniss zwischen Brust und Hinterleib bei dem Weibchen sich wie 1 : 2, bei dem Männchen dagegen wie 1 : 3 gestaltet. Während die genannten Differenzen wohl darin ihre Erklärung finden dürften, dass die weiblichen Geschlechtsdrüsen vor der Eiablage einen grösseren Raum beanspruchen, als die männlichen, so ist es schwer einen plausibelen Grund für die von mir betonte Differenz in der Ausbildung des Rostrums ausfindig zu machen. Dasselbe läuft nämlich bei dem Weibchen (Fig. 2) in eine lange feine Spitze aus, die kaum merklich abwärts gebogen ist, während es bei dem Männchen (Fig. 3) nur halb so lang ist und keine ausgezogene Spitze erkennen lässt.

Da die Männchen zum Zwecke der Uebertragung der Spermatophoren die Weibchen aufzuspüren haben, so erklären sich leicht die bereits von G. O. Sars zum Theil erkannten Differenzen in der Bildung der ersten Antennen und der ersten Pleopodenpaare.

Die ersten Antennen sind im weiblichen Geschlechte (Fig. 5) bei *St. mastigophorum* mit einem erstaunlich langen, schlanken Schafte ausgestattet, dessen beide Endglieder zusammengenommen das Basalglied an Länge beträchtlich überbieten. Bei dem Männchen (Fig. 4) hingegen sind die zweiten und dritten Schaftglieder stämmig und zusammengenommen kürzer als das Schaftglied. Während das untere Flagellum bei dem Weibchen an seiner Basis kaum angeschwollen ist und nur vier schlauchförmige Spürhaare trägt, so ist es bei dem Männchen kolbenförmig verdickt und an seiner Innenfläche mit einem dichten Pelz von Spürhaaren ausgestattet, welche in zahlreichen Querreihen angeordnet sind. Im Zusammenhang mit der mächtigen Entwicklung des männlichen Spürapparates steht es, dass das letzte Schaftglied zum grössten Theil von einem grossen Ganglion erfüllt wird, welches in den kolbenförmig verdickten Anfangstheil des unteren Flagellums übergreift. Bei den Weibchen finde ich weiterhin die beiden Geisseln von annähernd gleicher Länge, während bei den Männchen constant die obere Geissel um beinahe ein Drittel länger ist als die untere.

Die Uebertragung der Spermatophoren an die weibliche Geschlechtsöffnung erfolgt jedenfalls (wenn auch der Begattungsakt nicht beobachtet wurde und wohl auch nur schwer zur Beobachtung gelangen dürfte) mit Hilfe der ersten Pleopodenpaare. Sie zeigen denn auch im männlichen Geschlechte jene charakteristischen Innenlappen der Endopoditen, welche für die gesammten Euphausiden typisch sind. Am ersten Abdominalfusspaar (Fig. 24, 25) ist der borstenlose Innenlappen kleiner als der zweizeilig beborstete Aussenlappen des Endopoditen; umgekehrt gestaltet sich das Verhältniss am zweiten Pleopodenpaar (Fig. 26). Dabei treten an den Innenlappen des ersten Paares drei grössere und ein kleinerer Haken auf. Bei den Weibchen (Fig. 23) fehlt durchaus die Zweitheilung des Endopoditen und die ersten Pleopodenpaare gleichen den nachfolgenden.

Besonders auffällig sind jene sexuellen Differenzen, welche ich für das sechste und siebente Brustfusspaar nachwies. Das sechste Fusspaar ist nämlich bei dem Männchen (Fig. 22, p^6) vollständig rudimentär geworden und zu einem kleinen Stummel, welcher dem Endopodit entspricht, verkümmert. Nicht ganz so weit geht die Rückbildung am siebenten Paar (p^7), insofern neben dem Endopoditenstummel noch ein winziger Exopodit nachweisbar ist. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei dem Weibchen. Das sechste Fusspaar (Fig. 17) ist wohl entwickelt und trägt nicht nur einen Exopoditen, sondern auch einen stattlichen dreigliedrigen Endopoditen, welcher an Länge jenen des vorausgehenden Paares übertrifft. Beträchtlich kürzer, aber immerhin noch wohl entwickelt ist der zweigliedrige Endopodit des siebenten Paares (Fig. 19). Die Differenzen in der Gestaltung der genannten Extremitätenpaare erklären sich leicht, wenn man erwägt, dass die Eier der Euphausiden nicht in Brutlamellen geborgen werden, sondern von den Endopoditen der Brustfüsse getragen werden. Ich habe ein Weibchen von *Stylocheiron mastigophorum* erbeutet, welches seine auffällig grossen in eine Kittmasse verpackten Eier mit dem nach Art eines Spinnenfusses verlängerten Endopoditen des sechsten Paares, unterstützt von jenem des siebenten Paares, festhielt.

Sonstige sinnfällige sekundäre Geschlechtscharaktere konnte ich nicht nachweisen. G. O. Sars (1885, p. 140) hebt allerdings hervor, dass bei *St. carinatum* die zum Raubfuss umgewandelte dritte Extremität bei dem Weibchen etwas länger ist, als bei dem Männchen. Ich fand bei einem männlichen Exemplar des *St. mastigophorum* allerdings den Carpus relativ kürzer als bei den Weibchen, bei anderen indessen von gleicher Länge. Da auch die Greifhand bei Männchen und Weibchen durchaus gleich gestaltet ist, so muss ich sekundäre Unterschiede am dritten Brustfusspaare in Abrede stellen.

3. Bemerkungen über den inneren Bau der Gattung Stylocheiron.

Taf. X und Taf. XI, Fig. 9.

Da ich zum Zwecke des Studiums der Facettenaugen und Leuchtorgane mehrere Exemplare von *St. mastigophorum*, *St. abbreviatum* und *St. chelifer* in Schnittserien zerlegte, so gestatte ich mir einige Bemerkungen über die Topographie der inneren Organe zu geben. Es liegt allerdings nicht in meiner Absicht, eine eingehende histologische Analyse der Weichtheile — so viel Interessantes dieselbe auch darbietet — vorzuführen, sondern ich will mich begnügen auf die Anordnung der wichtigsten Organsysteme hinzuweisen. Zudem werde ich späterhin noch Anlass nehmen, hie und da die kurzen Andeutungen zu erweitern.

a. *Das Nervensystem.*

Das Nervensystem (Taf. XI, Fig. 9) imponirt zunächst durch die relativ mächtige Ausbildung des oberen Schlundganglions, welche freilich im Hinblick auf die monströse Entwicklung beider Antennenpaare und auf die ansehnliche Grösse der Augen nicht überraschen kann. Die beiden breit ineinander überfliessenden Hirnlappen (ce.) ragen bei *St. mastigophorum* bis zur Basis, bei *St. abbreviatum* sogar bis zur Decke des Rostrum vor. An ihrem seitlichen Vorderrande entsenden sie die stämmigen nervi optici (n. o.), welche gleich nach ihrem Austritt zu dem viertheiligen in der unteren Augenpartie gelegenen Ganglion opticum anschwellen. Unterhalb der Hirnlappen sondern sich zwei kleinere birnförmige ganglionäre Centren, von denen die Nerven für die Antennenpaare (n. at′ und n. at″) entspringen. Die vorderen zu den inneren Antennen verstreichenden Nerven sind namentlich bei den Männchen kräftig ausgebildet.

Was das Verhalten von ganglionärer und fibrillärer Hirnmasse anbelangt, so liegt erstere — wie dies Köhler (1887) für *Mysis* gezeigt hat — durchaus peripher. Die ganglionäre Rindenschicht häuft sich kapuzenförmig auf der Dorsalfläche der Hirnlappen an (besonders mächtig bei *St. abbreviatum*) und deckt in dickerer Lage auch die Ventralfläche von dem Austritt der Antennennerven bis zur Schlundcommissur. Zwischen Hirnlappen und den birnförmigen Knoten, aus denen die Antennennerven austreten, drängen sich Ganglienzellen (aber nicht in so breiter Lage wie bei *Mysis*) tiefer in die Fibrillenmasse ein. Im Allgemeinen ist die Vorderfläche des Hirnes mit einer dünneren Schichte von Ganglienzellen belegt, als die Hinterfläche.

Die Schlundcommissur umgreift breit und von mässiger Länge den Vorderdarm, um dicht hinter demselben in ein Bauchmark von sehr bemerkenswerther Struktur überzugehen. Bei keinem der bisher auf das Nervensystem genauer untersuchten Schizopoden lässt sich eine ähnliche Concentration der thorakalen Ganglienkette nachweisen wie gerade bei der Gattung *Stylocheiron.* Nach den Untersuchungen von G. O. Sars zeigt *Gnathophausia* (1885, Taf. VIII, Fig. 19) das primitivste Verhalten, insofern der Thorakalabschnitt aus neun Ganglienknoten besteht, von denen die sechs hinteren durch ziemlich lange Doppelcommissuren getrennt sind. Bei den übrigen Schizopoden sind zehn Thorakalganglienknoten nachweisbar, welche bei den Gattungen *Boreomysis* und *Euphausia* durch stark verkürzte, aber immerhin noch in der Mediane durch einen Schlitz getrennte Commissuren verbunden werden (1885, Taf. XXXII, Fig. 12, Taf. XII, Fig. 30). Viel weiter geht nach den früheren Untersuchungen von G. O. Sars (1867) die Concentration der zehn Ganglienpaare bei *Mysis relicta* Lov.: die Commissuren sind in der Mediane verschmolzen und die ursprüngliche Duplicität ist geschwunden. *Stylocheiron* bildet das extreme Endglied der Reihe, insofern die Ganglienknoten sich derart nähern, dass auch die verbindenden Commissuren in Wegfall kommen. Die Ganglienzellen, welche den peripheren Belag der Knoten bilden, fliessen unmerklich ineinander über und nur schwer gelingt es, die zehn Ganglienpaare aus einander zu halten. Am concentrirtesten ist das thorakale Bauchmark von *St. chelifer* Chun und *St. abbreviatum* G. O. Sars gebaut, welche Arten überhaupt durch die Verkürzung der Thorakalregion vor ihren Verwandten sich auszeichnen.

Auf horizontal geführten Flächenschnitten stellt sich das thorakale Bauchmark als eine oval ausgezogene Ganglienmasse dar, welche in der Region des dritten Brustfusspaares am breitesten ist. Die central gelegenen „Kerne“ der fibrillären Substanz sind perlschnurförmig aneinander gereiht und die zehn zwischen den Kerben vordringenden Ganglienzipfel deuten die

Internodien zwischen den verschmolzenen Paaren an. Dasselbe Verhalten tritt auf der Ventralfläche der Ganglienmasse bei genau median geführten Längsschnitten hervor. Gleichzeitig lehren dieselben, dass das thorakale Bauchmark von vorn nach hinten sich continuirlich abflacht; das zehnte Ganglion ist das platteste, aber auch das am längsten gestreckte.

Die ganglionäre Rindenschicht zeigt im Bereiche des thorakalen Bauchmarkes ein eigenthümliches Verhalten. Das untere Schlundganglion und die beiden nachfolgenden Ganglienknoten sind allseitig mit einem auffällig dicken Ganglienbelag ausgestattet, welcher namentlich auf der Dorsalseite des unteren Schlundganglions stärker anschwillt und wie abgeschnitten vor den kräftigen Mandibularmuskeln (mu. md.) endet. An den übrigen Ganglienknoten liegt die ganglionäre Substanz ventral und lateral; ihre Dorsalfläche lässt nur in den Internodien einen dünnen Ganglienbelag erkennen, welcher strangförmig in dorsoventraler Richtung die fibrilläre Substanz durchsetzt und sich mit der ventralen Ganglienmasse vereint.

Die sechs Abdominalganglienpaare sind relativ kräftig entwickelt und liegen durch lange Doppelcommissuren verbunden in den zwischen den Pleopodenpaaren sich ausbauchenden ventralen Segmentabschnitten. Auf ihrer Ventralfläche ist ein dickes Polster von Ganglienzellen entwickelt, während die Dorsalhälfte von fibrillärer Substanz eingenommen wird, welcher nur einige spärliche Ganglienzellen autliegen. Im Distalende des gestreckten sechsten Abdominalsegmentes fand ich oberhalb des sechsten Abdominalganglions, aber durch die Muskulatur von ihm getrennt zwei dem Enddarm anliegende Ganglienanhäufungen (Taf. X. Fig. 6), auf welche ich bei Besprechung des Darmes noch zurückkommen werde.

Die Ganglienzellen des Hirnes und des Bauchmarkes sind von relativ geringer Grösse und jene auffällig grossen Zellen, wie sie im Nervensystem mancher Dekapoden vorkommen, scheinen nicht nur *Stylocheiron*, sondern auch überhaupt den Schizopoden zu fehlen.

b. *Der Darmtraktus.*

Der Darmtraktus beginnt mit einem kurzen von der Schlundcommissur umfassten und mit Ringmuskeln umgürteten Oesophagus, welcher in den Kaumagen (p. v.) einmündet. Der letztere ist haubenförmig gestaltet und ragt, wenn er mit Speiseresten erfüllt ist (stets fand ich in ihm die Reste der Chitinpanzer kleinerer Crustaceen) bis zur Dorsalfläche des Cephalothorax empor. In der Höhe des vierten Thorakalganglienpaares geht er durch einen eigenartig gestalteten cardialen Abschnitt in den Chylusdarm über. Die Zellwandung ist auf den dorsalen und seitlichen Flächen sehr dünn, an den Uebergangsstellen in den Oesophagus und längs der dem Hirn zugekehrten Vorderwand dagegen ziemlich dick. Höchst complicirt gestaltet sich die Ventralfläche durch die Einlagerung eines, wie es scheint, für alle Schizopoden charakteristischen Reusenapparates. Derselbe dient zum Zerschroten der Kost und besteht aus zwei annähernd parallel verlaufenden Chitinleisten, welche von der Cardia bis zum Pylorus ziehen. Sie sind mit zahlreichen, ungemein regelmässig angeordneten bogenförmigen Chitinborsten besetzt, oberhalb deren jederseits auf zwei breiten Chitinplatten lange Borsten in das Lumen hereinragen. Die zuletzt erwähnten Chitinplatten verbreitern sich in der cardialen Region und sind hier mit mehrspitzigen Hakendornen besetzt. Um über die etwas complicirte Anordnung des Reusenapparates Aufschluss zu geben, verweise ich auf die Abbildung Fig. 1, Taf. X, welche einen Querschnitt durch den Ventraltheil des Kaumagens darstellt. Man constatirt zunächst auf der Mitte der Bauchseite

eine aus verdicktem Epithel gebildete Zellplatte, welche auf ihrer freien Fläche eine Chitinlamelle ausscheidet. Diese läuft an den Seitenrändern der ventralen Zellplatte in kammartig angeordnete Chitinleistchen aus, zwischen welche die Reusenborsten eingreifen. Seitlich liegen zwei aus hohen Epithelzellen gebildete Zellpolster (b.), welche gleichfalls Chitin abscheiden. Da, wo die lateralen Zellpolster dem ventralen sich zuneigen, sitzen ihrem freien Rande die bogenförmig gekrümmten Reusenborsten (x.) auf, dicht oberhalb deren die locker zerstreuten geraden Borsten (y.) stehen.

Recht verwickelt gestalten sich die Verhältnisse im Endabschnitt des Kaumagens direkt vor dem Uebergang in den Chylusmagen. Hier erhebt sich, wie Längsschnitte zeigen, (Taf. X, Fig. 3) schräg gegen den Pylorus ansteigend eine mediane Duplikatur des ventralen Epithels (f.), welche einen pylorialen Bezirk abgrenzt. Hinter der Duplikatur setzt sich der mediane ventrale Zellwulst fort, indem gegen den Pylorus zu die Zellen sich verlängern (g.), um dann plötzlich abzufallen und in den Epithelbelag des Chylusdarmes überzugehen. Legt man Querschnitte durch die genannte Region, so ergibt sich folgendes Verhalten (Taf. X, Fig. 2). Die von der Ventralfläche sich erhebende Duplikatur (f.) ist nach aufwärts rinnenförmig gebogen und allseitig von einer glatten Chitinlage umscheidet. Unterhalb derselben erhebt sich kegelförmig der mediane ventrale Zellwulst (g.), während die früher erwähnten lateralen Zellpolster in der pylorialen Region jederseits in zwei Lagen sich sonderten (b. und c.). Nach vorne fliessen sie allmählich wieder zu einheitlichen Polstern zusammen. Die obere Portion der Seitenwülste (c.) scheidet eine dicke Chitinlage ab, welcher die früher erwähnten mehrspitzigen Hakendornen aufsitzen, während die untere (b.) ebenfalls ihren Chitinbelag verdickt und die Reusenborsten ausbildet, welche freilich nur noch im Anfangstheil des pylorialen Abschnittes sich nachweisen lassen. Da nun die Ringmuskulatur um den Endabschnitt des Kaumagens besonders derb ausgebildet ist und zudem noch verschiedene Muskelbündel (mu.) an diesen herantreten, so wird diese ganze Region zu einem kräftig wirkenden Triturationsapparat umgemodelt. Die bereits im Vorderabschnitt des Kaumagens zerkleinerte Kost muss nämlich auf der rinnenförmigen Duplikatur schräg nach aufwärts gleiten, bevor sie in den Pylorus gelangt. Die kräftigen Seitenpolster tragen, wie der Querschnitt zeigt, dazu bei, die Rinne zu vervollständigen und zudem wirken die durch Muskeln in Bewegung gesetzten Chitinplatten mit den Hakendornen energisch auf die zu zerkleinernden Partikel ein.

Ueber den Kaumagen der Schizopoden liegen, abgesehen von den aphoristischen Mittheilungen G. O. Sars' (1885, p. 73) über den Darmtraktus der Euphausia, nur die älteren Angaben desselben Forschers (1867, p. 26) über *Mysis* vor. Aus denselben scheint ersichtlich, dass die Mysideen ähnliche Bildungsverhältnisse aufweisen, wie die von mir geschilderte Gattung *Stylocheiron.* Der ventrale Reusenapparat kommt *Mysis* ebensowohl zu, wie die seitlichen Chitinplatten mit ihren Borsten und Stacheldornen; auch der abgegrenzte pyloriale Abschnitt, welchen Sars als appendix campaniformis bezeichnet, fehlt nicht. Ob er freilich bei Mysis ein Divertikel repräsentirt, welches nach Art eines Pankreas Drüsensäfte abscheidet, möchte dahin gestellt bleiben.

Der Chylusmagen (Taf. X, Fig. 9 ch.) setzt sich zwar scharf von dem Kaumagen ab, geht aber kaum merklich sich verengend continuirlich in den Darm (int.) über. In den wenig erweiterten Anfangstheil münden die zahllosen Leberschläuche (hep.) ein, welche — wie dies Claus (1863) bereits darstellte — einen wesentlichen Charakterzug der Euphausiden im Gegensatz zu den mit nur vier bis fünf Paaren von Leberschläuchen ausgestatteten Mysideen abgeben. Die zahllosen kurzen Schläuche erfüllen die ganze Thorakalregion; sie drängen sich ventral und nach

vorne zur Ganglienkette vor, nehmen dorsal den Kaumagen und die Geschlechtsdrüsen zwischen sich und enden nach hinten vor der Abdominalmuskulatur. Die Schläuche sind kurz (die längsten, nach hinten gerichteten Schläuche messen 0,4 mm) und gruppiren sich links und rechts um zwei weite Sinus (sin.), welche direkt hinter dem Pylorus durch zwei breite Oeffnungen in den Darm einmünden (Taf. X, Fig. 4). Der einzelne Schlauch (Fig. 5) besteht aus polyedrisch sich aneinander drängenden Epithelzellen, welche 0,05 mm Höhe erreichen können. Ihre freie Fläche wölbt sich gegen das Lumen vor und lässt an wohl erhaltenen Chromosmiumpräparaten einen dünnen Cuticularsaum erkennen. Am Distalende des Schlauches werden die Zellen kleiner, doch gelingt es nicht, durchgreifende strukturelle Verschiedenheiten von den gewöhnlichen Leberzellen mit ihren runden 0,013 mm messenden Kernen nachzuweisen. Claus (1863, Taf. 29, Fig. 47) hat den von Sars (1885) bestätigten Nachweis geliefert, dass die Jugendformen der Euphausien durch wenige Leberschläuche charakterisirt sind, welche im Laufe der Metamorphose vermehrt werden. Ich habe der Gattung *Stylocheiron* zugehörige Larven im *Calyptopis*-Stadium beobachtet, welche ebenfalls nur drei Leberschläuche jederseits aufwiesen.

Der gerade gestreckte relativ enge Darm (int.), dessen Zellen verästelte Kerne aufweisen, verläuft in der Abdominalregion der Rückenseite genähert, schwillt im Distalende des sechsten Abdominalsegmentes zu einem kurzen Rektum (Taf. X, Fig. 6 re.) an, welches dann auf dem Telson ausmündet (an.). An einem lebend beobachteten Exemplar, welches im Februar 1888 an der Oberfläche vor Orotava erschien, fand ich den Darm in beständiger peristaltischer Bewegung.

Direkt vor seiner Ausmündung bildet das Rektum ein kurzes nach vorn gerichtetes Divertikel (Fig. 6 coec.). Ein derartiger Blinddarm ist bis jetzt bei Schizopoden noch nicht zur Beobachtung gelangt und ebensowenig zwei lang gezogene Zellhaufen, welche von dem Blinddarm an in einer Länge von 0,5 mm beiderseits unterhalb des Rektums und des Distalendes des Chylusdarmes verstreichen (ga.). Da die Zellen durchaus dem Ganglienbelag der Ganglienknoten in Grösse und Struktur gleichen, so nehme ich keinen Anstand, sie als terminale Ganglienhaufen zu deuten. Keinesfalls sind sie etwa als Homologa der bei den Gammarinen auftretenden und in den Enddarm mündenden „Harnschläuche" aufzufassen. Als Rudimente derselben könnte man eher das Blinddärmchen betrachten, welches indessen richtiger wohl der von Wrzesniowski (1879, p. 515) bei *Goplana polonica* aufgefundenen „Afterdrüse" zu vergleichen ist. Der Epithelbelag des Blinddarmes zeigt indessen keine Abweichungen von dem Darmepithel, welches zudem in Gestalt von Rektalwülsten das Lumen desselben verengt.

c. *Das Gefässsystem.*

Ueber die Kreislaufsorgane kann ich mich um so kürzer fassen, als dieselben neuerdings von Claus (1885) zum Gegenstand einer eingehenden Studie gemacht wurden. Wenn auch der genannte Forscher vorwiegend den Cirkulationsapparat der Mysideen in den Kreis der Betrachtung gezogen hat, so deutet er doch (l. c. p. 15) mit einigen zutreffenden Bemerkungen die wesentlichen Unterschiede im Verhalten des Herzens und der grossen Gefässe bei *Euphausia* an. Jedenfalls stimmt auch *Stylocheiron* mit der genannten Gattung darin überein, dass das mit drei Spaltöffnungspaaren versehene Herz sich durchaus jenem der Dekapoden anschliesst. Es ist kurz, birnförmig gestaltet und liegt weit nach hinten gerückt (den medianen Hinterrand des Schildes fast erreichend) der Dorsalfläche des Cephalothorax dicht an (Taf. XI, Fig. 9 cor.).

Nach vorne entsendet es die lange Kopfarterie (a. ceph.), welche bis zum Rostrum unter der Schale gerade gestreckt verläuft, um dann (gelegentlich fast rechtwinklig geknickt) zwischen die Vorderfläche der Hirnlappen sich einzusenken. In der Höhe der Augenstiele gabelt sie sich in die Augenarterien (a. ophth.), deren eigenartiges Verhalten späterhin noch geschildert werden wird und in die Hirnarterien (a. cer.). Bekanntlich treten an der Wurzel der Kopfarterie zwei Ventilklappen auf, welche den Rückstau des Blutes bei der Diastole verhüten. Ich habe sie namentlich bei Larven deutlich wahrgenommen und finde jede Klappe aus einer Zelle gebildet, deren Kern dem Lumen der Arterie zugekehrt ist.

Die *aorta cephalica* zeigt in ihrem Verlaufe Eigenthümlichkeiten, welche — soweit ich die Litteratur zu überblicken vermag — nicht nur unter den Crustaceen, sondern auch unter den gesammten Arthropoden einzig dastehen und gleichzeitig auch eine der merkwürdigsten Anpassungen an den Tiefenaufenthalt darstellen dürften. In der Stirnregion des Kopfes dicht hinter dem Rostrum und zwischen den beiden Hirnlappen sitzt nämlich dem Hinterrande der Kopfarterie eine kuglige Ampulle auf, welche mit Blutflüssigkeit erfüllt ist (Taf. XI, Fig. 9 c. front.; Taf. X, Fig. 7). Sie misst im Durchmesser bei völliger Schwellung 0,12 mm und repräsentirt eine Aussackung des Gefässes, deren Wandung ebenso zarthäutig wie die Gefässwandung ist und dieselben Kerne aufweist, welche auch der letzteren zukommen (Fig. 7). Was aber der genannten Bildung ein besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, dass sie mit einem mächtigen Belag von Muskelfasern umgürtet ist (Taf. X, Fig. 8), welche nach allen Richtungen sich kreuzen und einen kräftigen contraktilen Beutel darstellen. Unterhalb des genannten Organes setzt sich die *aorta cephalica* noch eine kleine Strecke weit nach abwärts fort, um dann in die *arteria cerebralis* (a. cer.) und in die kräftigere *arteria ophthalmica* (a. ophth.) sich zu gabeln. Die letztere theilt sich dann in die beiden Aeste für die Stielaugen.

Was nun die physiologische Bedeutung der mit Muskeln belegten Ampulle anbelangt, so liegt es auf der Hand, dass sie einen pulsatorischen Apparat darstellt, welcher offenbar in Anpassung an die monströse Entwicklung der Augen mit ihrem ungewöhnlich reichen (im nächsten Kapitel eingehender zu schildernden) Capillarnetz im Augenganglion seine Entstehung nahm. Wenn ich auch keine Gelegenheit fand, die Pulsationen am lebenden Objekte zu verfolgen, so lehrt doch schon die Betrachtung der conservirten Exemplare, dass man das Organ bald in der Systole, bald in der Diastole antrifft. Es handelt sich also um eine Art von Nebenherz, das ich wegen seiner Lage im Kopfe als „Stirnherz“ bezeichnen möchte. Allerdings ist es insofern nicht dem Herzen zu vergleichen, als es der Spaltöffnungen entbehrt und einen zarthäutigen Sack darstellt, welcher erst sekundär von Muskeln umgürtet wird. Der Mangel von Spaltöffnungen wird leicht erklärlich, wenn man bedenkt, dass das Stirnherz lediglich die Wirkung des Centralorganes für die Circulation zu unterstützen und arterielles Blut in die einen starken Reibungswiderstand bedingenden Augencapillaren zu treiben hat. Würden Spaltöffnungen an ihm zur Ausbildung gelangen, so würde das venöse Kopfblut zugleich mit dem arteriellen Blut der Kopfarterie eindringen.

Die Beobachtung am lebenden Thiere muss darüber Aufschluss geben, ob die Pulsationen des Stirnherzens synchronisch oder in rhythmischem Wechsel mit dem Rückenherz erfolgen. Aus dem Umstande, dass ich bei jenem Exemplar, dessen Stirnherz ich in Fig. 7, Taf. X darstelle, beide Herzen in der Diastole sich befanden, könnte man auf eine synchronische Pulsation schliessen. Nebenbei sei nur noch erwähnt, dass ein Rückstau des Blutes bei der Contraktion

des Stirnherzens durch die oben erwähnten Ventilklappen an der Wurzel der *aorta cephalica* ausgeschlossen ist.

Ausser bei *Stylocheiron mastigophorum* habe ich das Stirnherz an Horizontalschnitten durch *St. abbreviatum* nachweisen können. Es liegt hier völlig versteckt zwischen beiden Hirnlappen und zieht sich schlauchförmig gestreckt und mit einem besonders kräftigen Muskelbelag ausgestattet längs der Vereinigung der Lappen bis zum Hinterrande des Hirnes hin. Vergeblich habe ich indessen bei den Gattungen *Euphausia*, *Nematoscelis* und *Thysanoëssa* nach einer so auffälligen Bildung gesucht.

Unterhalb und seitlich von der Kopfarterie entspringen die paarigen vorderen Seitenarterien (a. lat.), welche schräg nach abwärts bis zum Kaumagen sich verfolgen lassen. Im Bereiche der zu den Kauwerkzeugen verstreichenden Muskelbündel gabeln sie sich in zwei Aeste, von denen der vordere zu den Antennen zu verlaufen scheint. Dicht hinter ihnen gehen von der Ventralseite des Herzens ebenso wie bei den Dekapoden die paarigen Leberarterien (a. hep.) ab, deren Verzweigungen man auf Schnitten zwischen den Ovarien und überall zwischen den Leberläppchen antrifft. Die unpaare *arteria descendens* (a. desc.), welche vom ventralen Hinterrande des Herzens abgeht, steigt, um den Darm sich windend, ein wenig schräg nach hinten abwärts und gabelt sich in zwei Aeste. Der vordere Ast durchsetzt die thorakale Ganglienmasse zwischen dem sechsten und siebenten Ganglion, der hintere zwischen dem neunten und zehnten; beide Aeste münden in die Sternalarterie (a. stern.) ein. Vom Hinterrande des Herzens entspringen die beiden kleinen *arteriae laterales posteriores* (a. lat. post.) und die weite *aorta posterior* (a. post.). Da ich keine Gelegenheit fand, die Strömung der in den Leibeshöhlenlakunen sich sammelnden Blutmassen am lebenden Objekte zu verfolgen, so verzichte ich auch darauf, die Anordnung der die Leibeshöhle durchsetzenden und den Kreislauf regulirenden Septen zu schildern. Ich erwähne nur, dass ein dorsales Septum zwischen Herz und Ovarien und ein ventrales dicht oberhalb der Bauchganglienkette auftritt. Sie gehen in der Thorakalregion in seitliche Septen über, welche die aus den Kiemen nach dem Pericardium rückströmende Blutmasse gegen die centrale abschliessen. Deutlich hebt sich namentlich ein dem letzten Thorakalsegment angehöriger Sinus ab, welcher das aus dem letzten Kiemenbüschel rückströmende Blut nach dem Pericardium führt.

d. *Die Excretionsorgane.*

Die Excretionsorgane, welche bisher durch G. O. Sars (1867) lediglich von *Mysis* bekannt waren, kommen auch den Euphausiden, wie die Untersuchung von *Stylocheiron* zeigt, zu. Die Antennendrüsen liegen direkt oberhalb der Basis der zweiten Antennen dicht neben dem hinteren Seitenrand der Hirnlappen (Taf. XI, Fig. 9 ex.). Sie bestehen aus einem hufeisenförmig gebogenen Säckchen, dessen Convexität nach oben gekehrt ist. Der hintere, den Mundwerkzeugen zugekehrte Schenkel ist länger und voluminöser als der vordere, welch' letzterer in einen sich aufwärts biegenden Strang excretorischer Zellen übergeht, die nur in ihrem Distalabschnitt noch einen Canal begrenzen. Der hintere erweiterte Schenkel, welcher dem Endsäckchen des Dekapodenexcretionsorganes entspricht, mündet auf der ventralen, den Mundwerkzeugen zugekehrten Fläche des Antennenbasalgliedes durch einen 0,04 mm breiten Excretionsporus aus. Beide Schenkel der Antennendrüse sind mit einem sekretorischen Plattenepithel ausgekleidet; die

hellen 0,01 mm hohen Zellen besitzen kleine runde oder ovale Kerne von durchschnittlich 0,01 mm Grösse und lassen an ihrer freien Fläche einen Cuticularsaum erkennen. Da sie in dem Endsäckchen dieselbe Struktur, wie in dem vorausgehenden Schenkel aufweisen, so möchte ich vermuthen, dass das erstere gleichfalls sekretorisch thätig ist.

Ich bemerke noch, dass G. O. Sars (1885, p. 65) bei *Euphausia pellucida* auf der Ventralfläche des Basalgliedes der zweiten Antenne auf einen schornsteinförmig vorgezogenen Porus aufmerksam wurde, welchen er richtig als *porus excretorius* deutete. Bei *Stylocheiron* vermisse ich eine Erhebung des Chitines im Umkreise der Mündung.

e. *Die weiblichen Geschlechtsorgane.*

Was die Geschlechtsprodukte anbelangt, so liegen die Ovarien (Taf. XI, Fig. 9 ov.) in der Dorsalhälfte des Cephalothorax unterhalb und seitlich von dem Herzen. Vor demselben vereinigen sie sich zu einem unpaaren Abschnitt, während sie jederseits in der Höhe des sechsten Brustfusspaares einen nach abwärts gerichteten Zipfel bilden, der von dem erweiterten Anfangstheil des Oviduktes umfasst wird (Taf. X, Fig. 9). Die Eileiter (ovd.) münden, wie dies G. O. Sars (1885, p. 74) richtig bei *Euphausia pellucida* erkannte, auf der Bauchfläche des die sechsten Brustfüsse tragenden Segmentes aus.

Die Eier werden auf ihrer Aussenfläche von einem Follikelepithel (foll.) begrenzt, welches nur wenig zwischen die Kerben benachbarter Eizellen vorspringt und continuirlich in den Epithelbelag der Eileiter übergeht (Taf. XI, Fig. 9). Selbstverständlich trifft man die Eizellen je nach der Reife auf den verschiedensten Entwicklungsstadien an. Die jüngsten Eizellen liegen am unpaaren Ovarialabschnitt vorne (dem Rostrum zugekehrt), an den paarigen Schenkeln dagegen hinten. Ausserdem trifft man noch eine unpaare Gruppe junger Eizellen direkt unter dem Herzen der Mitte des Ovariums aufliegend (Taf. X, Fig. 9). Je nachdem man es mit jüngeren oder älteren Weibchen zu thun hat, sind die Ovarien mehr oder minder mächtig entwickelt. Dasselbe gilt auch für solche ältere Weibchen, welche entweder vor der Eiablage stehen oder dieselbe bereits bewerkstelligt haben. Im ersteren Falle erfüllen die Eier den ganzen Dorsaltheil des Cephalothorax und drängen sich vorn bis zur Basis des Rostrums, hinten bis in die Muskulatur des ersten Abdominalsegmentes vor. Bei Weibchen, deren Eier in einem mittleren Reifestadium sich befinden, liegen die grösseren Eier median, die kleineren lateral; nur in jenem Ovarialzipfel, welcher seitlich in den Ovidukt übergeht, trifft man grosse Eier an. Wenn ich auch keine frisch abgelegten Eier auffand, so glaube ich doch ihre Grösse auf 0,45—0,5 mm veranschlagen zu dürfen. Diese Dimensionen wiesen Eier auf, welche von einem Weibchen zwischen den Brustfüssen getragen wurden und allerdings einen bereits weit entwickelten Embryo ausgebildet hatten. Auch bei dem Ausmaass von Eiern, welche direkt vor der Ablage standen und sich polyedrisch an den Berührungsstellen abplatteten, stiess ich auf dieselben Dimensionen. Da auch die rundlichen Kerne der legereifen Eier 0,1 mm messen, so erhalten wir immerhin Dimensionen, welche in Anbetracht der Körpergrösse als recht ansehnliche bezeichnet werden dürfen.

Die Eier der Gattung *Stylocheiron* lassen eine eigenthümliche Kernstruktur erkennen, welche ich bei keiner der anderen Schizopodengattungen (*Euphausia*, *Nematoscelis*) ähnlich sinnfällig entwickelt fand. Da die Exemplare mit Alkohol, Sublimat und Chromosmiumsäure behandelt waren und trotz der verschiedenen Conservirungsmethoden stets an allen Eiern dieselbe

Eigenthümlichkeit aufwiesen, so scheint es mir ausgeschlossen, dass es sich um Kunstprodukte handelt. Betrachtet man nämlich den Kern eines Eies von mittlerer Grösse (Taf. X, Fig. 11 und 9), so findet man denselben schon bei ungefärbten Eiern mit linsenförmigen peripherischen Ausbuchtungen (chrom.) ausgestattet, deren Plasma durch dunkle Granulirung von dem übrigen Kernplasma sich unterscheidet. Auf Schnitten durch gefärbte Ovarien (Fig. 10) fallen die genannten peripheren Lagen durch ihr intensives Tinktionsvermögen auf. Hier umfassen sie schalenförmig fast die halbe Kernperipherie, dort sind sie zu grösseren oder kleineren linsenförmigen Schollen vertheilt, welche buckelförmige Auftreibungen des Kernes bedingen. Ziemlich scharf hebt sich ihr grob granulirtes Plasma gegen den ungemein fein granulirten centralen Kerninhalt ab.

Um über die Entstehung dieser Kernstruktur Aufschluss zu erhalten, untersuchte ich zunächst die Kerne der jugendlichen, an den oben erwähnten Stellen gelegenen Eier (Fig. 16). Ihre Kerne messen hier durchschnittlich 0,02 mm und zeigen ausnahmslos bereits die genannte Struktur: linsenförmige, ziemlich scharf vom Kernplasma abgesetzte Ballen von gröber granulirter und intensiv sich färbender Nucleinmasse. Da ich an den bezeichneten Stellen keine jüngeren Eier aufzufinden vermochte, so kam ich auf die Vermuthung, dass hier überhaupt ihre Entstehungsheerde nicht zu suchen seien und ich war denn auch bald in der glücklichen Lage, an Querschnitten die Keimstätte der jüngsten Eianlagen aufzufinden. Sie liegt auf der Ventralfläche des Ovariums unterhalb des Herzens ungefähr in der Region, wo die seitlichen Ovarialschenkel mit dem vorderen unpaaren Abschnitt zusammenfliessen. Hier trifft man ein dickes Zellpolster an, welches vorne unpaar, hinten (unterhalb der Ovarialschenkel) paarig gestaltet ist (Fig. 10 germ.). Es setzt sich aus dicht gedrängten Zellen zusammen, welche schwer von den Follikelepithelzellen zu unterscheiden sind. Ihre runden (seltener ovalen) Kerne messen durchschnittlich 0,017 mm und sind demnach nur um ein Geringes kleiner, als die oben erwähnten Kerne der peripheren Eizellen. Von einem dünnen Plasmamantel umgeben lösen sich die peripheren Zellen von ihrem Mutterboden los und beginnen sich peripherisch zu zerstreuen. Vorwiegend wandern sie zwischen Follikelepithel und den grösseren Eiern nach den oben bezeichneten Stellen, wo stets jugendliche Eizellen nachweisbar sind; doch trifft man sie nicht nur dort, sondern auch ziemlich reichlich an dem Seitenrand des Ovariums und gelegentlich sogar zwischen grössere Eizellen eingezwängt.

Was nun die Struktur der Kerne in dem Keimlager anbelangt, so weicht diese insofern wesentlich von den an ihre Reifungsstätte gelangten jugendlichen Eikernen ab, als die peripheren linsenförmigen Ansammlungen granulirten Plasmas fehlen. Wie ich namentlich an den mit Sublimat behandelten Präparaten constatiren konnte, so sind die jüngsten Kerne des Polsters (Fig. 12) durch ein Netzwerk von intensiv sich färbender Chromatinsubstanz ausgezeichnet, in welches hie und da Körnchen eingestreut erscheinen. An etwas älteren Kernen (Fig. 13) ordnet es sich zu einem dicht gewundenen Fadenknäuel chromatischer Substanz an, welcher schliesslich in einzelne Ballen zerfällt (Fig. 14). Der Zerfall scheint nicht gleichzeitig den ganzen Knäuel zu ergreifen, da man neben ihm häufig schon grössere Schollen chromatischer Substanz antrifft (Fig. 13). Schliesslich wird der Kern heller, indem die Schollen sich der Peripherie anlagern, während im Centrum Häufchen fein granulirter Substanz (welche offenbar zu Schollen sich verdichten) noch nachweisbar sind (Fig. 15). Auch diese verschwinden an den jungen peripher gelegenen Eizellen (Fig. 16).

Was nun die Deutung dieses Vorganges anbelangt, so vermag ich mich nur mit Reserve

zu äussern. Zunächst sei erwähnt, dass niemals Kernkörperchen in bekannter Form bei jugendlichen und älteren Eiern von *Stylocheiron* auftreten. Dieser Umstand lässt vielleicht die Auffassung zu, dass die periphere granulirte Kernsubstanz die Rolle der Kernkörperchen spiele und gewissermaassen einem zerfallenen Kernkörperchen gleich zu setzen sei.

An älteren Eiern setzt sich die periphere Kernsubstanz mit ihren gröberen Körnchen nicht mehr so scharf gegen die hellere Kernmasse ab, wie an jüngeren. Da indessen die Kerne jenes Exemplares, welches offenbar vor der Eiablage stand, immer noch die Scheidung des Kernplasma's in die genannten Substanzen erkennen lassen, so vermag ich nicht zu beurtheilen, ob bei abgelegten Eiern eine Auflösung der peripheren granulirten Schollen und eine Vermischung mit der übrigen Kernmasse stattfindet.

Dass die von *Stylocheiron* erwähnte Kernstruktur nicht ein von allen Euphausiden abweichendes Verhalten, sondern nur die extremste und sinnfälligste Ausbildung eines weiter verbreiteten Vorganges darstellt, hat mir die Untersuchung der jüngeren Eier von *Euphausia gracilis*, *Nematoscelis rostrata* und *Thysanoëssa gregaria* gezeigt. Ueberall treten hier peripher gelegene, intensiv sich färbende Kernsubstanzen auf, welche freilich bei *Euphausia* und *Nematoscelis* nicht zu grösseren Schollen sich vereinigen, sondern als zahlreiche zerstreute und unregelmässig contourirte Gebilde in das Auge fallen. Bei *Thysanoëssa* fand ich dagegen an vielen jüngeren Eiern die stärker granulirte Substanz in Form eines einheitlichen peripheren Plasmamantels um den Kern ausgebildet.

f. *Die männlichen Geschlechtsorgane.*

Die Hoden liegen vor, neben und unter dem Herzen in Gestalt traubenförmig angeordneter Follikel, welche von einem Follikelepithel überzogen werden. Bei jungen Individuen (Taf. X, Fig. 17 test.) drängen sich die Follikel in symmetrischer Anordnung dicht zusammen, während sie bei geschlechtsreifen Thieren auseinander rücken. Soweit ich die Verhältnisse zu beurtheilen vermag, liefern die einzelnen Follikel sehr instruktive Bilder für das Studium der Spermatozoenbildung. In den grösseren von etwa 0,14 mm Länge trifft man die blassen Samenmutterzellen an, deren runde Kerne einen Durchmesser von 0,014 mm aufweisen. Letztere sind von einem relativ dünnen Plasmamantel umgeben, der oft durch den Druck der benachbarten Zellen polyedrische Formen annimmt. Sämmtliche Zellen, mit Ausnahme der peripher gelegenen, theilen sich durch Karyokinese gleichzeitig. Ich habe selten ähnlich reizvolle Bilder des karyokinetischen Theilungsvorganges vor Augen gehabt, wie gerade in den genannten Hodenzellen; namentlich zeichnet sich der Fadenknäuel durch bemerkenswerthe Feinheit aus. Durch die erste Theilung resultiren Zellen, deren Kerne durchschnittlich 0,01 mm messen. Auch diese Zellen schicken sich wieder gleichzeitig zur zweiten Theilung an, welche zur Bildung der definitiven Samenzellen hinführt. Anfänglich sind dieselben noch durch gegenseitigen Druck polyedrisch abgeplattet und erst bei dem Eintritt in den Anfangstheil der vasa deferentia nehmen sie rundliche oder linsenförmige Gestalt an. Die Spermatozoen (Fig. 19) messen durchschnittlich 0,018 mm; ihre runden und intensiv sich färbenden Kerne messen 0,007 mm und erreichen somit den halben Durchmesser der Spermatoblastenkerne.

Dass die Spermatozoen der Euphausiden einfache kernhaltige Zellen repräsentiren, welche eines Schwanzfadens entbehren und auffällig den rothen Blutkörperchen niederer Wirbelthiere gleichen, hat wohl zuerst Claus (1868, p. 273) bei *Euphausia* erkannt. Auch G. O. Sars

(1885, p. 74) gibt richtig an, dass bei Euphausia die Spermatozoen elliptische kernhaltige Zellen repräsentiren. Der Mangel eines beweglichen Schwanzanhanges im Vergleich mit den völlig abweichend gestalteten Mysideenspermatozoen steht in innigem Zusammenhang mit der Verpackung in Spermatophoren. Claus hat bereits in seiner früheren Publikation (1863, p. 446) wie auch in der soeben erwähnten darauf hingewiesen, dass die Euphausidenmännchen den Weibchen Spermatophoren (deren Gestalt er zutreffend abbildet) an die Geschlechtsöffnung kleben. Auch G. O. Sars (1885) glückte es, bei Weibchen von *Euphausia*, *Thysanoëssa* und *Nyctiphanes* die angeklebten Spermatophoren aufzufinden.

Ueber die Bildung der Spermatophoren liegen freilich keine Nachrichten vor und so glaube ich, dass es nicht unerwünscht sein wird, wenn ich einige Bemerkungen über die Spermatophorenentwicklung von *Stylocheiron* einfliessen lasse. Sie knüpft an eine ziemlich complicirte Gestaltung der vasa deferentia an, welche unterhalb des Herzens beiderseits nach hinten verlaufen und hierbei gelegentlich eine gegen die aorta posterior gerichtete Schleifenwindung beschreiben (Taf. X, Fig. 17 v. def.). Sie sind in dem genannten Anfangstheile von einem blassen Epithel ausgekleidet, dessen runde Kerne 0,014 mm messen. Diese Struktur ändert sich in einem eigenthümlichen nach Art eines Widderhornes gebogenen Abschnitte der vasa deferentia, welcher zur Bildung der Spermatophore Verwerthung findet. Die Epithelzellen drängen sich enger aneinander und nehmen in der aufgetriebenen Endpartie cylindrische Gestalt an. Ich will diese Region als Spermatophorensack (s. sperm.) bezeichnen, denn thatsächlich sammeln sich hier die linsenförmigen Samenkörper zu einem dicken Packet an, um welches eine chitinartige stark lichtbrechende Masse abgeschieden wird. Sie erstarrt zu einer eiförmig gestalteten Samenpatrone von 0,15 mm Länge, welche in einen stielförmigen chitinigen Anhang ausläuft (Fig. 18 sperm.). Der letztere wird von dem nach Art eines Posthornes gekrümmten Anfangstheil der Spermatophorentasche ausgeschieden. Ich war in der glücklichen Lage bei drei Männchen Spermatophoren in dem zur Tasche umgebildeten Abschnitte der vasa deferentia aufzufinden. Sie gleiten in dem dünnwandigen Endabschnitt der letzteren nach abwärts und werden durch die Contraktionen einer das Distalende der Samenleiter kräftig umgürtenden Muskulatur ausgetrieben. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt als breiter unpaarer Spalt in der Mediane des die achten Brustfusspaare tragenden Segmentes (Taf. IX, Fig. 22 x).

Ich vermochte nur ein Weibchen aufzufinden, welchem eine Spermatophore in der Region der weiblichen Geschlechtsöffnungen angeklebt war und vermag daher nicht zu beurtheilen, an welcher Stelle die Befruchtung der austretenden Eier bewerkstelligt wird.

4. Stylocheiron chelifer Chun.

Taf. XI.

Die *Stylocheiron*-Art, welche ich unter dem obigen Namen kurz zu charakterisiren gedenke, ist die stattlichste unter allen bisher bekannt gewordenen Vertretern der Gattung. Sie erreicht vom Rostrum bis zur Schwanzspitze gemessen eine Länge von 12—14 mm; rechnet man hierzu freilich noch die Antennen mit den Geisseln, so ergibt sich eine durchschnittliche Gesammtlänge von 20 mm (Taf. XI, Fig. 1).

Ich erbeutete ein Männchen mit dem in 500 m versenkten offenen Tiefennetz vor Funchal

und ein Weibchen im Inhalt eines bis 1000 m herabgelassenen Netzes (1889, p. 19). Beide Exemplare waren wohl erhalten und ermöglichten mir die Identificirung mit drei Exemplaren, welche ich früherhin aus grösseren Tiefen des Mittelmeeres (vor Capri) gefischt hatte.

Trotz ihrer ansehnlichen Grösse steht sie doch einer bedeutend kleineren Art, nämlich *St. abbreviatum* G. O. Sars durch die auffällige Kürze des Cephalothorax und durch die Gestaltung der Scheerenhand sehr nahe. Immerhin weist sie auch wieder charakteristische Unterschiede von der letztgenannten Art auf, welche ich in der Beschreibung noch speziell betonen werde.

Der Cephalothorax ist deutlich gekielt und erreicht (von der Spitze des Rostrums an gemessen) eine Länge von 4 mm; misst man allerdings von dem hinteren Orbitalrande an, so ergibt sich eine Längenausdehnung von nur 2 mm: im Verhältniss zu der Grösse des Körpers eine bemerkenswerthe Kürze! Das Rostrum ist sehr kräftig und läuft in eine scharfe Spitze aus, die sanft aufwärts gebogen die Augen weit überragt. Von den drei vorderen Abdominalsegmenten ist das erste wenig länger, als die beiden nachfolgenden; das dritte und vierte sind kürzer als die vorausgehenden, während das sechste ein jedes der übrigen Segmente an Länge übertrifft.

Die Augen sind relativ sehr gross, indem ihr Breitenindex 1 mm und ihre Längenausdehnung 1,2 mm beträgt. Sie sind in ein kurzes, abgestutzt kegelförmig gestaltetes Frontauge und in ein mächtiges Seitenauge getheilt, dem auf der Rückseite das dicke ganglion opticum aufliegt.

Die ersten Antennen (at′) sind durch einen relativ stämmigen dreigliedrigen Schaft ausgezeichnet, welcher nur wenig länger ist, als der Cephalothorax. Das erste Schaftglied ist das längste und läuft an seinem distalen Aussenrand in einen starken und scharfen Dorn aus, von dem an der Distalrand in wellenförmigem Schwung gegen die Innenseite abfällt. Zahlreiche, theilweise zweizeilig bewimperte Borsten sitzen dem Distalrand und dicht hinter ihm der Aussenfläche des Gliedes auf; ausserdem werden ebenso wie bei *St. mastigophorum* auf der Dorsalfläche lange zweizeilig bewimperte Spürfäden ausgebildet. Die beiden nachfolgenden Schaftglieder sind zwar bei dem Männchen etwas kürzer und dicker als bei dem Weibchen, aber doch lange nicht in dem Verhältnisse wie bei *St. mastigophorum;* bei beiden Geschlechtern sind sie ein wenig länger als das erste Schaftglied. Das zweite Glied ist am Distalrande ziemlich reichlich mit Spürfäden ausgestattet, von denen einige zweizeilig bewimpert sind. Das dritte Glied wird bei dem Männchen von einem mächtigen, in den Basaltheil des unteren Flagellums übergreifenden Ganglion erfüllt, während das Weibchen nur eine schmächtige ganglionäre Einlagerung im Distalende erkennen lässt. Ihm sitzen in grösseren Abständen drei zweizeilig bewimperte Spürfäden auf. Die beiden Flagella sind sechsgliedrig und laufen in je zwei lange bewimperte Borsten aus; ausserdem sitzen ähnliche kurze Wimperborsten den Gliedenden auf. Bei dem Weibchen treten am Basalgliede des unteren Flagellums einige (etwa vier) Spürfäden auf, während es an derselben Stelle bei dem Männchen kolbig aufgetrieben und mit einem dichten Pelz von Sinneshaaren besetzt ist.

Die zweiten Antennen (at″) sind durch ein kräftiges, mit mehreren Muskelgruppen ausgestattetes Basalglied charakterisirt (Fig. 2, I), welches an den Ansatzstellen des letzteren aufgetrieben ist und mit seinem distalen Innenrand sich über die Insertionsstelle des zweiten Gliedes vorwölbt, während der Aussenrand in einen kurzen Dorn ausläuft. Die schwertförmig gestaltete Schuppe ist sanft geschwungen und in der Mitte nur wenig breiter als an den Enden. Ihr Breitenindex verhält sich zur Länge wie 1 : 7. Der Innenrand ist mit dichten und langen Borsten

mit Ausnahme des proximalen Viertels besetzt, während der glatte Aussenrand distalwärts in einen nur sehr kurzen Zahn ausläuft. Die beiden folgenden Schaftglieder (II und III) sind stabförmig verlängert und relativ kürzer als bei *St. mastigophorum*; das dritte Glied ist bedeutend kürzer als das zweite. Das Flagellum (Fig. 1 fl.) ist länger als der Schaft, sechsgliedrig und am Distalende jeden Gliedes mit einer zweizeilig bewimperten Spürborste ausgestattet; zwei lange derartige Borsten sitzen am Ende des letzten Gliedes.

Von den Mundwerkzeugen bilde ich speziell die beiden Maxillenpaare ab. An der ersten Maxille (Fig. 3) ist die untere Lade mit fünf stärkeren sägeartig gezähnelten Borsten ausgestattet, neben denen noch vier schwächere Borsten auftreten. Die obere Lade weist am Rande acht kräftige Zahnborsten auf, während der wohl abgesetzte Palpus (pa.) (Endopodit) mit zehn längeren Wimperborsten ausgestattet ist.

Die zweiten Maxillen (Fig. 4) sind relativ gross und durch einen reichen Besatz langer Wimperborsten ausgezeichnet. Ihr dem Exognath entsprechender Aussenrand verläuft fast gerade gestreckt und hebt sich kaum von der Gesammtgliedmasse ab. Ihr Innenrand lässt eine undeutliche Scheidung in drei Partieen erkennen, von denen die proximale als untere Lade, die mediane als obere Lade und die distale als Endopodit (en) aufzufassen wären. Ein zapfenförmiger mit drei besonders langen Fiederborsten ausgestatteter Höcker auswärts von dem Endopodit könnte dann als Palpus (p.) gedeutet werden.

Was die Brustfusspaare anbelangt, so fasse ich mich kürzer und verweise auf die Abbildung, welche die relativen Grössenverhältnisse widergibt. Sie zeigt, dass die Endopoditen des ersten, zweiten, vierten und der nachfolgenden Paare continuirlich an Grösse abnehmen. Zudem sind die zugehörigen Exopoditen durchweg kürzer als die Endopoditen. Im Gegensatz zu *St. mastigophorum* ist der Endopodit des sechsten Paares bei dem Weibchen bedeutend kleiner, als der vorausgehende. Bei dem Männchen scheint er ebenso verkümmert und zu einer rudimentären Platte reducirt zu sein, wie in beiden Geschlechtern der Fussstummel des letzten (achten) Paares.

Eine eingehendere Besprechung verdient indessen der monströse, 10 mm lange und ungewöhnlich kräftig entwickelte Endopodit des dritten Brustfusspaares. Das Kniesegment ist relativ kurz und stämmig, während die Tibia (Fig. 1 tb) alle übrigen Glieder an Länge übertrifft. Ihr Proximalabschnitt ist verbreitert und bietet eine günstige Ansatzfläche für die Streck- und Beugemuskeln des relativ schlanken Carpus (carp.). Die Greifhand (Fig. 5) zeigt eine grosse Uebereinstimmung mit *St. abbreviatum*, während sie sich von jener der übrigen Arten wesentlich unterscheidet. Der kräftige Metacarpus (mcarp.) schliesst den energisch wirkenden adductor (add.) und abductor (abd.) des Daktylus ein und läuft in einen starken, an der Spitze hakenförmig gebogenen Dorn aus, gegen welchen der Daktylus beweglich eingeschlagen wird. Zwischen beiden Schenkeln der Pincette sitzt dem Metacarpus noch ein kürzerer, wie ein Stilet gebildeter Dorn auf. Der im Charniergelenk bewegliche Daktylus (dact.) besitzt unter dem hakenförmigen gegen den Metacarpaldorn gebogenen Enddorn noch drei kürzere, an Grösse successive abnehmende Klauen; ausserdem sitzt an seinem proximalen Innenrand noch ein kleiner Dorn. Gewöhnliche Borsten finden sich ausserdem sowohl an der Tibia, wie an dem Metacarpus.

Die Unterschiede von der im Uebrigen ähnlich gestalteten Greifhand des *St. abbreviatum* G. O. Sars beruhen zunächst darauf, dass der Carpus von *St. chelifer* relativ länger ist (bei *St. abbreviatum* ist er halb, bei *St. chelifer* mindestens drei Viertel so lang wie die Tibia) und

dass unter dem Enddorn des Daktylus bei *St. chelifer* drei, bei *St. abbreviatum* nur zwei Klauen sitzen.

Kein Vertreter der Gattung *Stylocheiron* ist durch eine ähnlich reiche Entfaltung der Kiemenbüschel ausgezeichnet, wie *St. chelifer.* Die Ausstattung der Extremitäten mit Kiemenschläuchen scheint unter den Euphausiden mit der Körpergrösse gleichen Schritt zu halten und so kann es nicht überraschen, wenn die stattlichste *Stylocheiron*-Art alle ihre Verwandte durch reizvolle Ausbildung der Kiemen überbietet. Schon an dem zweiten Brustfusspaare ist das erste Büschel aus sechs Kiemenschläuchen gebildet, deren Zahl an den hinteren Extremitäten continuirlich zunimmt. So finde ich bei dem abgebildeten Exemplar das zweite Kiemenbüschel aus 7, das dritte bereits aus 10 Schläuchen gebildet. An dem sechsten (vorletzten) Büschel macht sich eine Gabelung in einen grösseren nach vorn gewendeten, aus 9 Schläuchen zusammengesetzten Ast und in einen kleinen hinteren mit 7 Schläuchen bemerkbar. Das letzte und umfangreichste, dem rudimentären achten Fusspaare ansitzende Kiemenbäumchen ist ähnlich wie das vorausgehende in zwei Hauptäste gesondert. Der innere Ast ist lang gestreckt, während der äussere sich in drei Seitenzweige gabelt.

Die Pleopoden sind relativ schmächtig entwickelt und zeigen bei dem Weibchen keine wesentlichen Abweichungen vom bekannten Verhalten. Im männlichen Geschlechte treten die sekundären Charaktere an den beiden ersten Pleopodenpaaren durchaus nicht so auffällig hervor, wie bei den sonstigen *Stylocheiron*-Arten. Am Endopodit des ersten Pleopodenpaares (Fig. 6) bleiben die beiden lappenförmigen Ausbuchtungen des Innenrandes unansehnlich und nur drei minimale Höcker am unteren Lappen deuten die sonst kräftig entwickelten Haken an. Am zweiten Pleopodenpaar (Fig. 7) ist der Innenlappen lang vorgezogen und entbehrt jeglicher Fortsätze.

Der Schwanzfächer (Fig. 8) zeigt keine auffälligen Abweichungen vom gewohnten Verhalten. Das Telson ist schmal und schlank, aber kürzer als die Uropoden, deren Endopodit noch die Telson-Griffel überragt.

5. Nematoscelis mantis ♂ Chun.

Taf. XII.

Mit dem offenen Netz, welches ich vor Funchal (Madeira) in 500 m Tiefe versenkt hatte, erbeutete ich am 11. September 1887 ein wohl erhaltenes Exemplar der Gattung *Nematoscelis*, das sich bei genauerer Untersuchung als eine neue stattliche Art dieser originellen Schizopoden erwies. *Nematoscelis mantis*, wie ich sie benenne (Taf. XII, Fig. 1), steht hinsichtlich ihrer Grösse, der monströsen Entwicklung der Augen und der Gestaltung der Gliedmaassen dem ansehnlichsten bisher bekannt gewordenen Vertreter der Gattung, nämlich der vom Challenger erbeuteten *Nematoscelis megalops* G. O. Sars nahe. Immerhin unterscheidet sie sich von ihr durch mehrere Merkmale, auf welche noch spezieller hingewiesen werden soll.

Das betreffende Exemplar war mir insofern noch von besonderem Interesse, als es ein mit Spermatophoren in den vasa deferentia ausgestattetes Männchen repräsentirt. Die Männchen der Gattung *Nematoscelis* müssen sehr selten sein, da in dem gesammten Materiale der Challenger-Expedition nach den Angaben von G. O. Sars sich keine männlichen Exemplare der vier bisher bekannt gewordenen Arten vorfanden. Auch aus der Ausbeute der Plankton-Expedition wird

von Ortmann keines Männchens Erwähnung gethan. Ich habe daher mein Augenmerk besonders auf die sekundären Geschlechtscharaktere gerichtet und bin in der glücklichen Lage, über dieselben einige genauere Angaben machen zu können. Um das einzige Exemplar zu schonen, vermied ich eine weiter greifende Zergliederung, zumal wir ja gerade von der nahe stehenden *N. megalops* eine eingehende Darstellung der Extremitäten durch G. O. Sars (1885, p. 127—131, Taf. 23 und 24) besitzen.

Das mir vorliegende Exemplar misst von der Spitze des Rostrums bis zum Schwanzende 12 mm. Würde man die Antennen und das völlig gestreckte zweite Fusspaar mit einrechnen, so ergäbe sich eine Gesammtlänge von 23 mm, die ziemlich genau mit den von G. O. Sars angegebenen Dimensionen der grössten Exemplare von *N. megalops* übereinstimmt.

Der Cephalothorax ist ziemlich gestreckt, insofern er nahezu ein Drittel der Gesammtlänge erreicht. Er ist nicht so deutlich gekielt, wie bei *N. megalops* und läuft in ein relativ kurzes, scharf zugespitztes und sanft aufwärts gebogenes Rostrum aus. Hierdurch unterscheidet sich *N. mantis* auffällig von der oben erwähnten Art, deren Rostrum die Augen überragt und an der Spitze hakenförmig nach abwärts gekrümmt ist.

Die fünf ersten Abdominalsegmente sind ungefähr von gleicher Länge, nehmen jedoch an Höhe und Breite continuirlich nach hinten ab. Ungemein kräftig ist das sechste Segment entwickelt, insofern es gerade so lang ist, wie das vierte und fünfte zusammen genommen. Es besitzt einen deutlichen Präanaldorn, welcher eines sekundären Zähnchens entbehrt.

Die Augen sind von relativ enormer Grösse (0,9 mm), rothbraun pigmentirt und setzen sich aus einem im Vergleich mit den *Stylocheiron*-Arten ungemein breiten Frontauge und ansehnlichem Seitenauge zusammen. Die Grenze zwischen Frontauge und der ganglionären Partie markirt sich bei seitlicher Ansicht durch einen Ringwall.

Die ersten Antennen (Fig. 1 und 2) bestehen aus einem stämmigen dreigliedrigen Schafte, dessen erstes Glied fast so lang ist wie die beiden nachfolgenden zusammengenommen. Es läuft distalwärts in einen kurzen Seitenzahn aus und ist mit langen fiederästigen Spürhaaren und dem Distalrande aufsitzenden Sinnesborsten ausgestattet. Dem zweiten Gliede sitzen fünf, dem dritten zwei lange Fiederborsten am Distalabschnitt auf, neben denen noch einfache Sinnesborsten auftreten.

Die beiden Flagella sind von auffälliger Länge, insofern sie doppelt so lang wie der Schaft werden. Sie unterscheiden sich demnach wesentlich von den kurzen Flagella aller bisher bekannt gewordenen Arten von *Nematoscelis*, welche speziell auch bei *N. megalops* nach der Angabe von G. O. Sars (1885, p. 128) nur halb so lang wie der Schaft sind. Ich glaube nicht, dass die Länge der Geisseln bei meinem männlichen Exemplare auf einem sekundären Geschlechtscharakter beruht, da weder bei der nahe stehenden Gattung *Thysanoëssa*, noch auch bei *Euphausia* wesentliche Längendifferenzen zwischen den Geisseln von Männchen und Weibchen vorkommen. Sie setzen sich aus zahlreichen Ringeln zusammen, auf denen feine Sinnesborsten stehen. Das untere Flagellum ist an seiner Basis kolbig aufgetrieben und mit zahlreichen Sinnesschläuchen ausgestattet, welche von einem langgestreckten Ganglion (Fig. 2 ga.), das noch bis in das zweite Schaftglied übergreift, mit Achsenfäden versorgt werden. Die kurze und stämmige Form des Schaftes, die ansehnliche Entwicklung des Ganglions und die zahlreichen basalen Sinnesschläuche des untereren Flagellums sind sekundäre Geschlechtscharaktere, welche ja ganz allgemein den Euphausiden zukommen.

Auch an den zweiten Antennen treten auffällige Unterschiede von *N. megalops* hervor, die namentlich die zweiten und dritten Schaftglieder betreffen. Der Schaft von *N. megalops* (wie auch der bisher bekannt gewordenen Arten) ist um ein Drittel kürzer als die Schuppe, während er bei *N. mantis* durch die Verlängerung der zweiten und dritten Schaftglieder gerade so lang wie die Schuppe wird. Die letztere ist ziemlich breit, gerade gestreckt und an dem mit einem sehr kurzen Zahn ausgestatteten Distalrand abgestutzt.

Das Flagellum ist wiederum nahezu doppelt so lang als der Schaft, während es bei den übrigen Arten der Gattung entweder kürzer als der Schaft ist (*N. megalops*) oder ihm gerade gleich kommt. Es besteht aus zahlreichen Ringeln, deren letztem, ähnlich wie an den Geisselästen der ersten Antenne, eine Fiederborste aufsitzt.

Was die Thorakalfusspaare anbelangt, so lassen sie mit Ausnahme des zweiten Paares keine auffälligen Unterschiede von *N. megalops* erkennen. Die Endopoditen und Exopoditen der hinteren Paare nehmen successive an Grösse ab; diejenigen des achten Paares sind rudimentär.

Der Endopodit des zweiten Fusspaares ist zu einem mächtigen Raubfuss umgebildet, welcher dem Körper an Länge gerade gleich kommt. Er trägt an seinem Basalglied ein Leuchtorgan und das erste, noch relativ kleine Kiemenbüschel. Sein Kniesegment ist ungemein stämmig ausgebildet und an dem Distalende kolbig aufgetrieben. Die schlanke Tibia ist unter allen Gliedern das längste und überragt weit den Schaft beider Antennen. An ihrem distalen Charniergelenk artikulirt der Carpus, welcher ebenso wie der etwas längere Metacarpus ein zartes und gebrechliches Glied darstellt. Der Daktylus ist zu der mit sieben Stiletten ausgestatteten „Hand" umgebildet und unterscheidet sich wesentlich von jenem der *N. megalops* (Fig. 3 dact.). Während er nämlich bei der letzteren Art kaum länger als breit ist und nur sechs Stilette trägt, zu denen sich noch zwei dem Metacarpus aufsitzende gesellen, so verhält sich bei *N. mantis* seine Breite zur Länge wie 1 : 4. Aehnelt er also schon in dieser Hinsicht dem Daktylus der übrigen *Nematoscelis*-Arten (speziell demjenigen von *N. rostrata*), so schliesst er sich den letzteren auch insofern an, als sämmtliche Stilette an ihm und keine an dem Metacarpus (mcarp.) befestigt sind. Die Siebenzahl der Stilette von *N. mantis* wird nur von *N. megalops* mit acht Stiletten überboten, während *N. microps* G. O. Sars und *N. Sarsii* Chun deren sechs, *N. rostrata* G. O. Sars fünf und *N. tenella* G. O. Sars nur vier aufweisen. Zwei Stilette sitzen dem Distalrande des Daktylus auf, von denen das äussere zugleich auch das längste, das innere das drittlängste repräsentirt. Von den übrigen fünf Stiletten inserirt sich das zweitlängste am Innenrande des Daktylus, während vier in verschiedener Höhe den Seitenflächen aufsitzen. In der Figur 3 habe ich die 7 Stilette ihrer Länge entsprechend mit fortlaufenden römischen Ziffern und in Figur 4 nach der Insertionshöhe (mit den proximalen beginnend) mit arabischen Ziffern bezeichnet. Die grösseren Stilette sind, wie dies bereits G. O. Sars bemerkte, distalwärts mit spiral verlaufenden und unterbrochenen Riefen versehen (Fig. 6), welche am Ende wie Zahnleisten vorspringen (Fig. 5). Durch diese Einrichtung wird offenbar ein Ausgleiten der mit dem Raubfusse angespiessten Beuet verhütet.

Die Kiemenbüschel sind ähnlich entfaltet, wie bei *N. megalops* und zeichnen sich durch die Feinheit der einzelnen Schläuche aus. Das erste, dem Raubfuss ansitzende Büschel ist sehr klein, während die nachfolgenden in einer aus Figur 1 ersichtlichen Weise die Zahl ihrer Schläuche successive vermehren. Das letzte Büschel ist weitaus am ansehnlichsten entfaltet; sein Aussenast treibt fünf Seitenzweige.

Was nun die Pleopoden anbelangt, so zeigen die beiden ersten Paare jene für die männlichen Euphausiden charakteristischen und zum Uebertragen der Spermatophoren geeigneten Umbildungen des Endopoditen. Am ersten Paare (Fig. 7) weist der Exopodit (ex.) die gewohnte Form auf, indem er einen mit acht Paaren von fiederästigen Schwimmborsten umsäumten Ruderast darstellt. Der Endopodit (en) ist zweigetheilt und zwar trägt der Aussenlappen 5 Schwimmborsten, während der Innenast aus vier wie Handschuhfinger gestalteten Fortsätzen besteht. Der äussere Fortsatz ist der kürzeste, der mittlere der längste, und die beiden inneren sind von mittlerer Grösse. Der innerste Fortsatz ist am distalen Aussenrande mit sechs kleinen Dornen ausgestattet (Fig. 8).

Am zweiten Pleopodenpaare ist (Fig. 9 und 10) der Exopodit (ex.) von gewöhnlicher Form, während der Innenlappen des Endopoditen (en.) den mit einigen Schwimmborsten versehenen Aussenlappen weit überragt. Der erstere läuft in drei verschieden lange kolbige Zapfen aus, welche der Zähnchen entbehren.

Wie sich aus dieser Darstellung ergibt, so nehmen die ersten Pleopodenpaare der Männchen von *Nematoscelis* eine Mittelstellung zwischen den complicirt gestalteten Anhängen von *Euphausia*, *Nyctiphanes*, *Thysanopoda* und *Thysanoessa* einerseits und den relativ einfach gestalteten der Gattung *Stylocheiron* andererseits ein.

Der Schwanzfächer zeigt keine Abweichungen von dem bekannten Verhalten und so erwähne ich nur, dass der Endopodit der Uropoden dem Telson an Länge gleich kommt.

Was endlich die inneren Organe von *N. mantis* anbelangt, so beschränke ich mich auf eine kurze Darstellung der uns speziell interessirenden männlichen Geschlechtsorgane und ihrer Ausfuhrgänge.

Die Hoden (Fig. 1 und 2 test.), setzen sich aus etwa zehn traubenförmig gruppirten Follikeln zusammen, welche vor und etwas unterhalb des Herzens den Leberschläuchen aufliegen. Die vasa deferentia (v. def.) schlängeln sich beiderseits nach hinten, biegen dann in scharfem Knick nach abwärts, um allmählich an Kaliber zunehmend in den posthornförmig nach vorne gekrümmten Anfangstheil der Spermatophorentasche überzugehen. Die Tasche war beiderseits von einer birnförmig gestalteten Spermatophore (sperm.) ausgefüllt, deren spitzes Ende dem breiten Endabschnitt des Samenleiters zugekehrt ist. Der letztere beschreibt gegen das letzte Thorakalsegment zu mehrfache Windungen, um schliesslich in der Mediane desselben auszumünden. Ich fand wenigstens zwischen den grossen Kiemenbäumchen des betreffenden Segmentes eine fertig gebildete Spermatophore, deren stilförmiger Anhang noch in dem Ausfuhrgang steckte.

---

6. Arachnomysis Leuckartii Chun.

Tafel XIII u. XIV.

Unter den gesammten Mysideen wüsste ich keine Gattung zu nennen, welche in jeder Hinsicht ähnlich eigenartig dastünde, wie die von mir im Mittelmeer entdeckte *Arachnomysis*. Die monströse Länge ihrer Fühler, der unter den gesammten Schizopoden einzig dastehende Mangel einer Antennenschuppe, die merkwürdige Umbildung ihrer Augen, die halsartige Verlängerung des vorderen Körperabschnittes, die kräftige Bedornung der Segmente, die spinnenfüssige Ausbildung der Thorakalbeine und endlich die wundervolle Entwicklung der Spürfäden des Männchens, welche an den ersten Antennen von einem dem Hirn an Umfang nur wenig nachstehenden Ganglion versorgt werden: das Alles sind Charaktere, die unsere Gattung zu dem aberrantesten Vertreter der Mysideen stempeln. Derartige Endformen einer Entwicklungsreihe nehmen stets ein besonderes Interesse in Anspruch und legen die Frage nahe, auf welchem Wege die Umbildungen der Mysideengrundform erzielt sein möchten. Bevor wir uns indessen auf derartige Spekulationen einlassen, scheint es mir angezeigt, den Organismus von *Arachnomysis* eingehender zu schildern, als es in meiner ersten Beschreibung der absonderlichen Gattung geschah (1887, p. 32–33, Taf. IV, Fig. 2 u. 3).

Mir liegen drei Exemplare vor, welche zu einer und derselben Art gehören. Ich habe sie dem Altmeister der Zoologen zu Ehren *Arachnomysis Leuckartii* benannt. Sie wurden durchweg im Golfe von Neapel erbeutet und fanden sich im Inhalt der in grössere Tiefen versenkten offenen Netze. Zwei Exemplare sind erwachsene Männchen, während das dritte bei genauerer Untersuchung sich nicht als ein Weibchen, (wie ich anfänglich glaubte) sondern als ein jugendliches Männchen erwies.

Die erwachsenen Männchen erreichen (mit Ausschluss der Antennen) eine Länge von 8 mm, während das jüngere 5 mm misst.

Der Körper ist schlank, cylindrisch und mit einem relativ kräftigen, bogenförmig nach aufwärts gekrümmten Abdomen ausgestattet. Die Grenzen der sieben hinteren Thorakalsegmente treten zwischen den zugehörigen Brustfüssen auf der Bauchseite scharf hervor (Taf. XIV, Fig. 2). An den Seitentheilen des Thorax lassen sie sich noch deutlich bei den fünf hinteren Segmenten, die also geschlossene Ringe bilden, verfolgen (Taf. XIII, Fig. 1).

Eine besondere Eigenthümlichkeit unserer Gattung beruht auf der halsartigen Verlängerung des vorderen Cephalothorakalabschnittes in der Höhe des langgezogenen dritten Bauchganglions (ga^3). Hierdurch wird es bedingt, dass die Kauwerkzeuge mit dem Kieferfuss in auffällig weiter Entfernung vor den sieben Thorakalfusspaaren liegen (Taf. XIII, Fig. 2). Andererseits rückt durch die genannte Streckung der vorderen Körperregion das relativ kleine Thorakalschild (scut.) mit seinen abstehenden Seitenflügeln ziemlich weit nach hinten und deckt nur unvollkommen den bauchig vorgewölbten hinteren Thorakalabschnitt.

Charakteristisch für *Arachnomysis* ist weiterhin die Ausstattung des Körpers mit kräftigen Stacheln, welche indessen nicht so reichlich entwickelt sind, wie bei der neuerdings von der

Plankton-Expedition erbeuteten Gattung *Caesaromysis* (Ortmann 1893, p. 24). Den Stirnrand des Cephalothorax krönen fünf Stacheln, von denen der mittelste als das dornförmig entwickelte Rostrum aufzufassen ist. Weiterhin wird vor dem Thorakalschild jederseits ein kräftiger Stachel ausgebildet und endlich sitzen dem Hinterrande der sechs Abdominalsegmente 7 Stacheln, ein medianer und drei Paare seitlicher, auf. Bei dem jungen Männchen (Taf. XIV, Fig. 1) war der dem Rostrum entsprechende Stachel noch nicht ausgebildet.

Die Augen sind ungewöhnlich lang gestielt und kegelförmig gestaltet. Bei einer Länge von 0,7 mm (mit Ausschluss des Stieles) sind sie relativ gross und seitlich weit vorgeschoben (Taf. XIV, Fig. 1). Wenn sie auch erst im nächsten Kapitel eine eingehendere Darstellung finden sollen, so glaube ich doch schon hier auf ein unter den gesammten Schizopoden einzig dastehendes Verhalten hinweisen zu dürfen: das Seitenauge fehlt vollständig und nur das Frontauge hat sich erhalten.

Nicht minder eigenartig und monströs entwickelt sind die ersten (inneren) Antennen (at'). Der dreigliedrige Schaft ist kurz und stämmig; die Innengeissel kommt dem Körper an Länge gleich, während die Aussengeissel ihn um das Vier- bis Fünffache überbietet und in regelmässigen Intervallen hochrot pigmentirt ist (Chun 1887, Taf. IV, Fig. 2). Die drei Schaftglieder (I, II, III) sind mit kräftigen Muskeln ausgestattet, deren Anordnung die Figuren 2 und 3 auf Tafel XIII wiedergeben. Das mittelste Schaftglied (II) ist das kürzeste und schaltet sich wie ein Keil nach oben und aussen zugespitzt zwischen die beiden andern ein. Das die beiden Geisseln tragende Endglied (III) ist nicht nur das umfänglichste, sondern auch durch seine Struktur bemerkenswertheste. Es läuft nämlich nach vorne auf seiner Unterseite in einen plumpen Zapfen aus, ähnlich den zapfenförmigen Verbreiterungen, welche nach der Darstellung von G. O. Sars für die Männchen der *Siriella* und für die männlichen Tiefseeschizopoden aus den Gattungen *Anchialus*, *Erythrops*, *Parerythrops* und *Pseudomma* charakteristisch sind. In die Antennenzapfen der männlichen *Arachnomysis* finde ich ein Antennenganglion eingebettet, welches an Umfang nahezu dem Gehirne gleich kommt. (Taf. XIII, Fig. 2 g. at.). Seine gewaltige Grösse kann nicht überraschen, da es einem System von Sinneshaaren als Unterlage dient, das an reicher und zugleich reizvoller Entfaltung unter den gesammten Crustaceen seines Gleichen suchen dürfte. Ein Schopf auffällig langer, seidenglänzender und an ihrem Ende in elegantem Schwung nach einwärts gebogener Sinnesborsten krönt das zapfenförmige Polster und bildet einen wahren Schmuck für die männliche *Arachnomysis*. Da ich keine Weibchen erbeutete, so vermag ich nur die — allerdings begründete — Vermuthung zu äussern, dass wir es hier mit einem bemerkenswerthen sekundären Geschlechtscharakter zu thun haben, welcher dem Männchen das Aufspüren der Weibchen ermöglicht. Von der Seite gesehen scheinen die Sinneshaare in einer eng gewundenen Spirale zu stehen, allein die Ansicht von der Unterfläche des Antennengliedes (Taf. XIII, Fig. 3) belehrt, dass sie sich in einer Curve anordnen, welche am Besten einem griechischen ω zu vergleichen ist. Bei dem jungen Männchen ist der kolbenförmige Antennenzapfen kaum angedeutet und zudem fehlen ihm völlig die seidenglänzenden Haare. Sie scheinen erst bei der letzten Häutung (ähnlich den Sinneshaaren an der männlichen Phronimidenantenne) angelegt zu werden.

Nach der Darstellung von G. O. Sars kommt ein Schopf von Spürhaaren allen männlichen Mysideen, speziell auch den oben erwähnten Tiefseeformen, zu. Bei keiner Gattung scheint er indessen eine ähnlich üppige Entfaltung wie bei *Arachnomysis* aufzuweisen.

Auch die beiden Flagella (fl', fl'') werden an ihrer Basis von langgestreckten Ganglien durchzogen, welche freilich an Umfang bedeutend hinter dem im letzten Schaftglied gelegenen zurückstehen (Taf. XIII, Fig. 2 g. fl. Taf. XIV, Fig. 1 g. fl.). Das in dem etwas angeschwollenen Basaltheil der Aussengeissel (fl') gelegene Ganglion versorgt mit seinen Ausläufern eine lang gezogene Reihe von etwa 26—30 schlauchförmigen Sinneshaaren (Taf. XIII, Fig. 2). Weiterhin sitzen den in regelmässig alternirende kürzere und längere Ringel gegliederten Flagella Sinnesborsten auf, welche bereits zwischen den schlauchförmigen stehen. Sie sind zweizeilig angeordnet und bestehen aus einem derberen conisch zugespitzten Basaltheil und einem längeren schlauchförmigen Endfaden. Einer ähnlichen Gestaltung von Sinnesborsten — nur in gröberer Ausführung — wird späterhin bei Schilderung der Thorakalfüsse gedacht werden. Wenn ich endlich noch hervorhebe, dass zwischen den beiden Geisseln auf der Oberseite des letzten Schaftgliedes zwei kräftige Dorne (sp.), ein grösserer und ein kleinerer, sich vorfinden, so hätte ich der wesentlichen Eigenthümlichkeiten im Aufbau der inneren Antennen gedacht.

Die zweiten (äusseren) Antennen (at'') sind nicht minder eigenthümlich gestaltet, als die inneren: sie bestehen aus einem viergliedrigen Schafte, dem eine monströs lange Geissel aufsitzt (Chun, 1887, Taf. IV). Das erste Schaftglied (I), welches zwei verschmolzenen Protopoditengliedern als homolog zu erachten ist, enthält das Excretionsorgan (die Antennendrüse) und ist ziemlich stämmig gebaut (Taf. XIII, Fig. 2 at'', Taf. XIV, Fig. 3 u. 4). Es ist in seiner Mitte eingekerbt und läuft seitlich in einen besonders kräftigen Dorn (sp.) aus. Ich hielt ihn früherhin für die rückgebildete Schuppe, überzeugte mich indessen, dass er entschieden einem kurzen dornförmigen Fortsatz entspricht, welcher bei verschiedenen Mysideengattungen (*Pseudomma*, *Parerythrops*, *Amblyops*, *Siriella*, *Brutomysis*) neben und ausserhalb von der Schuppe auftritt. Eine Schuppe (Exopodit) fehlt vollkommen bei *Arachnomysis*. Durch diesen Charakter steht unsere Gattung ganz vereinzelt unter den gesammten Schizopoden da: weder das junge (Taf. XIV, Fig. 4) noch auch das erwachsene Männchen (Fig. 3) zeigen eine Spur einer Schuppe. So befremdlich dieses Verhalten auch auf den ersten Blick erscheinen mag, so wird es doch durch die Verkürzung und rudimentäre Gestaltung der Schuppe bei einigen Mysideengattungen vorbereitet. Bei *Euchaetomera* und *Brutomysis* ist sie nur wenig länger als der Schaft, verkürzt sich dann bedeutend bei *Anchialus* (G. O. Sars 1885, p. 192), um schliesslich bei *Caesaromysis* zu einem griffelförmigen Fortsatz rückgebildet zu werden (Ortmann 1893, p. 24). *Arachnomysis* stellt somit das extreme Endglied einer Entwicklungsreihe dar, welche nicht nur durch die Rückbildung der Seitenaugen, sondern auch durch den Mangel einer Schuppe in besonderem Maasse bemerkenswerth erscheint.

Die Mysideen zeichnen sich vor den Euphausiden dadurch aus, dass zwischen das Basalglied und die beiden Endglieder des Schaftes ein selbständiges Glied sich einschaltet. Es scheint dieses zweite Schaftglied (II) sich allerdings bei manchen Euphausiden (so z. B. bei *Euphausia*) selbständig zu erhalten, während ich es bei den von mir speziell untersuchten Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron* stets mit dem Basalglied verschmolzen fand. Bei *Arachnomysis* schiebt es sich wie ein Keil von Innen nach Aussen zugespitzt zwischen das Basalglied und das dritte Schaftglied ein. Letzteres (III) ist breit und kurz, während das vierte Schaftglied (IV) länger als alle vorausgehenden ist und eine cylindrische Form aufweist. In seinem Distalende liegt ein Ganglion, das lang ausgezogen in den Basaltheil der geringelten Geissel übergreift (Fig. 4 g. fl.) Die Schaftglieder, namentlich die drei ersten, sind mit kräftigen Muskelbündeln ausgestattet, deren Anordnung aus den Figuren 3 und 4 ersichtlich ist.

Die Mundwerkzeuge bilden einen kräftigen und weit vorspringenden Mundkegel, welcher aus der Oberlippe, den Mandibeln, zwei Maxillenpaaren und aus dem Kieferfusspaar sich zusammensetzt. In dem vollständigen Aufgehen des ersten Fusspaares in den Dienst der Kaufunktion scheint mir ein wesentlicher und in den Beschreibungen von Schizopoden oft nicht mit genügendem Nachdruck betonter Unterschied zwischen den Mysideen und den Euphausiden gegeben zu sein. Bei den letzteren ist das erste Fusspaar so völlig beinartig gestaltet und den nachfolgenden ähnlich, dass ich bei Schilderung der Euphausidengattungen *Stylocheiron* und *Nematoscelis* keinen Anstand nahm, das dem Kieferfuss der Mysideen entsprechende Extremitätenpaar als erstes Thorakalfusspaar (im Gegensatz zu G. O. Sars, welcher es als ein Kieferfusspaar betrachtet) zu bezeichnen. Dazu zeigen die Mysideen noch eine weitere Eigenthümlichkeit, durch welche sie sich von den Euphausiden unterscheiden. Das dem zweiten Brustfusspaar der letzteren entsprechende Extremitätenpaar zeigt einen von den nachfolgenden Thorakalfüssen auffällig abweichend gestalteten Endopoditen, welcher leierförmig geschwungen zu dem Mundkegel hinzieht und offenbar bei dem Ergreifen und Festhalten der Beute vorwiegend in Betracht kommt. Er wird deshalb von G. O. Sars (1870 und 1885) als zweiter Maxillarfuss oder Gnathopod bezeichnet und auch von Claus, der allerdings die Annäherung an die Form der nachfolgenden Beinpaare ausdrücklich hervorhebt (1868, p. 272) als zweiter Maxillarfuss in Anspruch genommen. Wenn ich trotzdem im Gegensatz zu zwei so bewährten Kennern des Organismus von Crustaceen das in Rede stehende Extremitätenpaar nicht den Mundwerkzeugen zurechne, sondern es als erstes Thorakalfusspaar betrachte, so verkenne ich durchaus nicht die gerade bei *Arachnomysis* sinnfällig hervortretenden Unterschiede zwischen dem ersten und den nachfolgenden Brustfusspaaren. Mir scheint indessen weniger die Form für die morphologische Auffassung maassgebend zu sein, denn der Ursprung und die Art der Innervirung. In dieser Hinsicht ist nun *Arachnomysis* besonders lehrreich: das erste Brustfusspaar geht nicht in den Mundkegel ein, sondern entspringt in auffällig weitem Abstand von den Mundwerkzeugen in direktem Anschluss an die nachfolgenden Fusspaare, mit denen es dieselbe Art der Innervirung von der verschmolzenen Thorakalganglienmasse aus theilt (Taf. XIV, Fig. 2). Ich glaube, dass ich auf Grund dieses Verhaltens wohl berechtigt sein darf, das genannte Extremitätenpaar als erstes Brustfusspaar in Anspruch zu nehmen.

Was nun die Mundwerkzeuge im Speziellen anbelangt, so ist die helmförmige Oberlippe ziemlich umfänglich, bauchig ausgeweitet und mit zwei schräge verlaufenden Muskelbündeln ausgestattet (Taf. XIII, Fig. 2 lb.).

Um über den Bau der Kieferpaare genaueren Aufschluss zu erhalten, so entschloss ich mich, das jüngere Männchen zu zergliedern; auf dieses beziehen sich denn auch, wenn nicht ausdrücklich das Gegentheil angegeben ist, die nachfolgenden Angaben.

Die Mandibeln sind schlank und ragen bei seitlicher Ansicht (Taf. XIII, Fig. 2 md.) weit an den Flanken des Vorderkörpers empor. Ihre Kaufläche ist an der linken Mandibel (Taf. XIV, Fig. 8) anders gestaltet als an der rechten. Zunächst sei hervorgehoben, dass sie durch eine Bucht in zwei Partieen, nämlich in eine vordere (incisive) und in eine hintere (molare) zerfällt. Die vordere Partie weist zwei stumpfe Zähne auf (a.), hinter denen an der rechten Mandibel noch einige kleinere folgen. Am Innenrande der linken Mandibel erhebt sich hinter den genannten Kauzähnen eine breite Chitinlamelle, welche wie ein Sägeblatt gestaltet ist und 7 Zähnchen trägt (b.). Diese Lamelle ist an der anderen Mandibel auffällig schmal und mit wenigen feinen Zähnchen ausgestattet. Die hintere Partie der Kaufläche (c.) trägt zwei grössere

und einige kleinere Hakenzähne, auf welche ein Borstenbüschel folgt. Der Mandibularmuskel (Taf. XIII, Fig. 2 mu. md.) zerfällt in eine grössere Zahl von Strängen.

Von ungewöhnlicher Länge ist der dreigliedrige Mandibulartaster (Taf. XIII, Fig. 2 pa.). Er besteht aus einem kurzen Basalglied (I), aus einem langen cylindrischen und gerade gestreckten Mittelglied (II) und aus einem löffelförmigen Endglied (III). Ein kräftiger Muskel verläuft von der Mandibel zum Basalglied, während in das Mittelglied schwächere Bündel eingelagert sind, die zum Basalglied resp. Endglied verstreichen. Einige lange Sinneshaare sitzen dem schwach verbreiterten Distalende des Mittelgliedes auf, während das Endglied durch einen weit reicheren Besatz mit Spürfäden ausgezeichnet ist. Es ist seitlich comprimirt und läuft in eine lanzettlich gestaltete Spitze aus, die in scharfem Knick nach auswärts und zur Seite gebogen ist. Sein Hinterrand ist mit kammförmig angeordneten und einseitig ungemein fein gefiederten Borsten besetzt, welche in ähnlicher Form auch dem Oberrand der lanzettlichen Spitze und in einer parallelen Reihe der Aussenfläche des Endgliedes aufsitzen. Der Unterrand der Spitze ist mit viel zarteren Sinneshaaren ausgestattet. In den Distaltheil des Mittelgliedes ist ein kleines Ganglion (g. pa.) eingebettet.

Die Maxillen des ersten Paares sind relativ einfach gestaltet und bestehen aus zwei mit stärkeren und schwächeren Borsten reich besetzten Laden (Taf. XIV, Fig. 5). Ihr Aussenrand ist glatt und borstenlos.

Die Maxillen des zweiten Paares (Taf. XIV, Fig. 6) sind weit umfänglicher und complicirter gestaltet, als die vorausgehenden. Sie gleichen in hohem Grade den zweiten Maxillen von *Mysis*, wie sie Claus (1886, p. 21, Taf. I, Fig. 8 u. 9) dargestellt hat. Ihr Exopodit (die Fächerplatte) ist eiförmig gestaltet und nur spärlich beborstet (ex.). Der Endopodit (Palpus) ist deutlich zweigliedrig (en.); in sein unteres Glied sind 2 Muskelbündel eingelagert, während das langgestreckte obere derselben entbehrt und am Distalrand mit vier kräftigen säbelförmigen und einer Anzahl kleinerer Borsten besetzt ist. Die 4 Laden überdachen sich theilweise derart, dass die oberste Lade ($lob.^4$) am weitesten nach Aussen liegt, die unterste ($lob.^1$) hingegen wie eine Kreissäge völlig der Innenfläche der zweiten ($lob.^2$) anliegt. Die beiden unteren Laden sind dem Basalgliede, die beiden oberen dem Stammgliede des Protopoditen als zugehörig zu erachten; alle sind am Distalrande mit kräftigen Borsten ausgestattet.

Es mag wohl nur zufällig bei der Präparation des einzigen Exemplares sich ergeben haben, dass mit den zweiten Maxillen zwei Platten in Zusammenhang blieben, welche ich als die Paragnathen (pgn.) auffasse. Sie sind relativ schlank, an ihrem Distalende beborstet und stellen nach Claus (1886, p. 15) die selbständig gewordenen Basal-Laden des ersten Maxillenpaares dar, welche freilich bei den Mysideen nicht mehr in unmittelbarem Zusammenhang mit ihnen stehen.

Das Kieferfusspaar (Taf. XIV, Fig. 7) nimmt insofern besonderes Interesse in Anspruch, als ihm der Exopodit vollständig fehlt. Dieses Verhalten fiel mir bereits am unversehrten Exemplar auf und wurde denn auch durch die Zergliederung des jüngeren Männchens bestätigt. Ich will übrigens nicht unerwähnt lassen, dass auch Ortmann (1893, p. 24) bei einer der *Arachnomysis* nahestehenden Gattung *Caesaromysis* einen Exopoditen des Kieferfusses nicht aufzufinden vermochte. Der kräftige Innenast zeigt die für Mysideen charakteristische Verkürzung verbunden mit einer S förmigen Krümmung bei gleichzeitiger Verbreiterung der 7 Glieder. Der Daktylus repräsentirt eine nach einwärts gewendete Klaue. Die zweiten bis fünften Glieder sind am Innenrande mit kräftigen Dornen ausgestattet, während die fünften und

sechsten solche auch am Aussenrande aufweisen. Jedenfalls gibt der Kieferfuss durch Verlust des Exopoditen und durch seine starke Verkürzung in höherem Maasse als bei den übrigen Mysideen seinen Charakter als Beinpaar auf, um vollständig in den Dienst der Kaufunktion einbezogen zu werden. Dieses Verhalten findet auch noch in anderer Hinsicht seine Illustration, insofern nämlich das den Mysideen zukommende Flagellum als Epipodialanhang zu einer kleinen Platte rückgebildet wird. Ich wüsste wenigstens nicht, welchem Anhangsgebilde man sonst die kleine Schuppe (ep.) vergleichen könnte, welche dem Innenrande des Basalgliedes ansitzt — es sei denn, dass man sie als eine rudimentäre Kaulade deutet.

Was nun die sieben Brustfusspaare anbelangt, so stehen dieselben in Folge der halsartigen Streckung des hinter dem Mundkegel gelegenen Cephalothorakalabschnittes auffällig weit von den Mundwerkzeugen ab (Taf. XIII, Fig. 2). Sie werden in regelmässigen Intervallen von den verschmolzenen Thorakalganglien innervirt (Taf. XIV, Fig. 2) und sind durch ansehnliche Exopoditen charakterisirt, deren Geisselglieder in elegantem Schwung sich aufwärts biegen (Taf. XIII, Fig. 1).

Dass unter ihnen das erste Brustfusspaar einen von den nachfolgenden auffällig abweichenden Endopoditen aufweist, wurde bereits bei Erörterung des morphologischen Werthes des genannten Extremitätenpaares hervorgehoben. In seiner äusseren Form (Taf. XIV, Fig. 2 en.), in der leierförmigen Biegung, welche durch die stark verlängerten Carpal- und Metacarpalglieder vermittelt wird (carp. und mcarp.), weicht es nur wenig von dem sogenannten Gnathopoden der sonstigen Mysideen ab, unterscheidet sich aber von ihnen durch seine ungewöhnliche Länge und kräftige Ausbildung. Diese ergibt sich wiederum aus der weiten Entfernung zwischen der Insertion der Brustfüsse und dem Mundkegel, vor dem der klauenförmige Daktylus des genannten Fusspaares als einhauende und die Beute festhaltende Waffe bereit gehalten wird. Durch zwei kräftige im Metacarpus gelegene Muskelbündel wird der mit einem reichlichen Borstenbesatz ausgestattete Daktylus (dact.) gegen das vorhergehende Glied eingeschlagen resp. gestreckt (Taf. XIV, Fig. 2 und 9). Grosse Borsten, welche ebenso wie diejenigen des Daktylus einem kleinen Chitinsockel aufsitzen, umsäumen auch das Distalende des Metacarpus, während die übrigen stämmigen Glieder im Gegensatz zu den sonstigen Mysideen entweder nackt sind oder höchstens eine vereinzelte Borste aufweisen.

Die übrigen Brustfusspaare sind ziemlich übereinstimmend gebaut. Sie zeichnen sich durch spinnenartige Verlängerung der Endopoditen aus, wie sie sonst nur noch für die Tiefseegattungen *Erythrops* und *Pseudomma* charakteristisch ist (Taf. XIII, Fig. 1). Als Beispiel für das genannte Verhalten bilde ich auf Taf. XIII, Fig. 4 den letzten Thorakalfuss des erwachsenen Männchens ab. Er weist ein stämmiges Basalglied auf, an dem sich der Exopodit mit seinem breiten, wie ein Hackmesser gestalteten Grundglied und der siebengliedrigen mit Schwimmborsten besetzten Geissel inserirt. Die Zahl der Geisselglieder kann an den mittleren Exopoditen bis auf neun steigen. Der Endopodit beginnt mit einem stämmigen Femur, dem ein kurzes Kniesegment (genu.) und eine kräftige Tibia (tb.) folgen. Carpus (carp.) und Metacarpus (mcarp.) (Propodus) sind auffällig verlängert; der Metacarpus zerfällt, ähnlich wie bei *Euchaetomera* und *Caesaromysis*, in drei Glieder, von denen das erste länger ist als die beiden folgenden zusammengenommen. Der Daktylus (dact.) endet in eine lange Klaue. Auf ihrem oberen Rande sind Carpus und Metacarpus mit kegelförmigen Sinnesborsten ausgestattet, während dem Unterrand in weiten Abständen lange Borsten, die an dem Distalabschnitt des Fusses als Doppelborsten entwickelt sind, aufsitzen.

Als höchst eigenartig gestaltete Vermittler von Sinnesempfindungen erweisen sich die kegelförmigen Borsten, welche den Oberrand der Endopoditen krönen (Taf. XIII, Fig. 5). Mit verengter Basis sitzen sie einer sockelförmigen Verbreiterung des Gliedes auf und laufen dann sanft sich zuspitzend in einen blassen Endfaden aus. Eine grosse Zahl langer, feiner und starrer Sinneshaare bilden eine förmliche Bürste auf der proximalen und distalen Hälfte. Der Innenraum der Borsten wird von einem granulirten plasmatischen Strang erfüllt, in welchem bei Färbung mit Carmin deutlich zwei — gelegentlich auch drei — ovale Kerne sich abheben. Ich möchte am ehesten noch geneigt sein, in diesem Strange ein Ganglion zu sehen, welches in die Basis der Borste eintritt, und zudem unterhalb derselben häufig noch eine zweite ganglionäre, mit Kernen erfüllte Anschwellung aufweist (a.). Ueber den Zusammenhang der Ganglien mit dem das Bein durchziehenden Nerven habe ich freilich an meinen Präparaten keinen genügenden Aufschluss erhalten.

Auch die grossen Borsten auf der Unterseite der Beine (b.) werden von einem mit langgezogenen Kernen ausgestatteten Strange Plasma's durchzogen. Sie sind sehr zart zweizeilig bewimpert.

Die fünf Pleopodenpaare sind durchweg kräftig entwickelt und bestehen aus einem kurzen Basalglied und einem langen und kräftigen Stammglied, welches die beiden Geisseläste trägt. Das erste Paar (Taf. XIV, Fig. 10) unterscheidet sich von den nachfolgenden dadurch, dass der Endopodit (en.) zu einer kurzen mit 2 Endborsten versehenen Lamelle reducirt ist, während der siebengliedrige Exopodit (ex.) die normale Form eines mit Schwimmborsten versehenen Geisselastes beibehält. Er wird von Längsmuskeln durchsetzt und gegen das Stammglied durch einen kleinen, schräge verlaufenden Muskel adducirt.

Eine abweichende Gestaltung des ersten männlichen Pleopodenpaares ist für zahlreiche Mysideengattungen bekannt geworden und kehrt in einer der *Arachnomysis* ähnlichen Form speziell auch bei *Euchaetomera* wieder (G. O. Sars 1885, p. 213, Taf. 37, Fig. 18).

Was den Schwanzfächer anbelangt, so verweise ich auf meine bereits früher gegebene Abbildung (1887, Taf. IV, Fig. 3a) und bemerke hier nur, dass das Telson eine glattrandige ovale Platte darstellt, welche am Distalende herzförmig eingeschnitten ist. Von den langen und schmalen Uropoden sind die inneren mit dem Gehörorgan ausgestatteten nur wenig kürzer als die äusseren.

Bemerkungen über den inneren Bau von Arachnomysis.

Das Nervensystem.

Das Gehirn (Taf. XIII, Fig. 2 ce.) ist von relativ ansehnlicher Grösse, die freilich im Hinblick auf die monströse Entwicklung der Sinnesorgane nicht überraschen kann. Es ist zweilappig und ragt von der Stirnfläche bis in den Basaltheil der äusseren Antennen. Deutlich treten die Augennerven (Taf. XIV, Fig. 1 n. opt.) und die beiden Paare von Fühlernerven (n. at.' und n. at.'') hervor. Dass die letzteren in ihrem weiteren Verlaufe zu Ganglien anschwellen, unter denen das im Sinneskolben der inneren Antennen gelegene durch seine ungewöhnlichen Dimensionen überrascht, wurde bereits bei Schilderung der Antennen hervorgehoben.

Eine breite Schlundkommissur zieht von der unteren und hinteren Hirnfläche um den Oesophagus und schwillt dicht hinter den Mandibeln zum ersten Ganglion des Bauchmarkes an.

Diesem unteren Schlundganglion, welches wegen der es überlagernden Muskeln der Kauwerkzeuge nur schwer wahrnehmbar ist, folgt in geringem Abstande ein kleineres zweites Bauchganglion (ga.[2]) in der Höhe der zweiten Maxillen und des Kieferfusses. Ein drittes sehr langgezogenes Bauchganglion (ga.[3]) liegt im gestreckten Halstheil des Cephalothorax und ist durch lange, breite, in der Mediane bis zur Berührung genäherte Commissuren mit dem zweiten und vierten Bauchganglion verbunden.

Die gesammten sieben thorakalen Ganglienpaare (vom vierten bis zum zehnten) sind zu einem einheitlichen Bauchmark verschmolzen, an dem eine deutliche Trennung von Knoten und Kommissuren nicht nachgewiesen werden kann. Wohl aber lässt sich die Zahl der verschmolzenen sieben Ganglien (ga.[4] . . . ga.[10]) nicht nur durch die symmetrische Vertheilung von Ganglienzellen und Fasersubstanz, sondern vor Allem auch durch den regelmässigen Abgang der sieben Fussnervenpaare leicht bestimmen (Taf. XIV, Fig. 2). Sowohl bei dem jüngeren, wie auch bei dem erwachsenen Männchen fand ich die verschmolzenen Ganglienpaare in der Mediane durch einen langgezogenen Spalt getrennt. Die kräftige Entwicklung der sieben Brustfusspaare mag es bedingen, dass die zugehörigen Ganglien ziemlich breit sind und zusammengenommen ein langgezogenes Oval darstellen. Die sechs abdominalen Ganglienpaare (ga. abd.) sind, wie das für alle Schizopoden die Regel ist, durch lange und relativ feine Doppelcommissuren getrennt.

Wenn wir die hier geschilderte Anordnung des Nervensystems mit der für andere Mysideen nachgewiesenen vergleichen, so ergeben sich auffällige Differenzen, die freilich mehr darauf zurückzuführen sind, dass wir nur sehr mangelhafte Kenntnisse vom Bau der inneren Organe der Mysideen besitzen. Nach G. O. Sars (1867, p. 30, Taf. III, Fig. 4) besteht das Bauchmark von *Mysis relicta* aus 10 verschmolzenen thorakalen und aus 6 getrennten abdominalen Ganglienknoten. Der Bauchstrang von *Boreomysis* zeigt nach demselben Forscher (1885, p. 181, Taf. 32, Fig. 12) elf getrennte cephalothorakale Knoten, welche durch stark verkürzte Commissuren in Verbindung gesetzt sind, während die abdominalen Ganglien das gewohnte Verhalten wahren. Jedenfalls geht aus der Schilderung von Sars hervor, dass bei beiden Gattungen der cephalothorakale Abschnitt des Bauchmarkes eine Tendenz zur Verschmelzung der Ganglienknoten unter Verkürzung resp. Rückbildung der Commissuren aufweist. Wenn diese in den genannten Gattungen ziemlich gleichmässig alle Brustganglienpaare umfasst, so dürfte der abweichende Befund bei *Arachnomysis* wesentlich auf Rechnung der eigenartigen äusseren Gliederung des vorderen Cephalothorakalabschnittes zu setzen sein. Das dritte Bauchganglienpaar liegt in Folge der halsartigen Streckung der betreffenden Region weit entfernt von den vorausgehenden und nachfolgenden Ganglienpaaren, während die kräftige Entwicklung und das enge Zusammendrängen der sieben Brustfusspaare eine entsprechende Verschmelzung der vierten bis zehnten Ganglienknoten zur Folge hatte. Immerhin unterscheiden sich die Commissuren zwischen den vier vorderen Ganglienknoten von jenen der Abdominalganglien dadurch, dass sie seitlich mit Ganglienzellen belegt erscheinen (Taf. XIV, Fig. 1). Da ich nicht nur bei dem aberrantesten Vertreter der Euphausiden, nämlich bei *Stylocheiron*, sondern auch bei jenem der Mysideen die thorakalen Ganglienknoten constant in der Zehnzahl antraf, so möchte ich vermuthen, dass es sich hier um eine für die gesammten Schizopoden typische Grundzahl handelt. Einschliesslich des Hirnes würde sich demgemäss die Gesammtzahl der Ganglienpaare auf 17 bemessen. Da auf der Bauchseite der Schizopoden 18 Paare von Segmentanhängen auftreten (von den Mandibeln an bis zu den Uropoden), während nur 16 Paare ventraler Ganglienknoten ausgebildet sind, so müssen im Be-

reiche der letzteren Verschmelzungen eingetreten sein. Ich glaube nicht fehl zu greifen, wenn ich annehme, dass das untere Schlundganglion und das letzte Abdominalganglion, (welches ja das Telson und die Uropoden mit Fasern versorgt), aus der sekundären Vereinigung von je zwei aufeinander folgenden Ganglienpaaren hervorgegangen sind.

Der Darmtraktus.

Arachnomysis zeigt in der Anordnung des Darmtraktus und seiner einmündenden Drüsen manche Eigenthümlichkeiten. Inwieweit diese für unsere Gattung ausschliesslich charakteristisch sind, lässt sich bei der lückenhaften Kenntniss vom *tractus intestinalis* der Mysideen schwer beurtheilen. Beschränkt sich diese doch fast ausschliesslich auf die von G. O. Sars gegebene Darstellung des Darmes von *Mysis relicta* (1868, p. 26—30) und auf eine Abbildung der Leberschläuche von *Siriella Clausii* durch Claus (1884, Taf. I, Fig. 1).

Der dickwandige Oesophagus (Taf. XIII Fig. 2 oes.) ist von kräftigen Ringmuskeln umgürtet und mündet in einen relativ kleinen Kaumagen (p. v.) ein. Er scheidet sich in einen vorderen (cardialen) und in einen hinteren (pylorialen) Abschnitt, welch' letzterer die ungewöhnlich umfänglichen Leberschläuche aufnimmt. Die Ventralfläche des Kaumagens ist unregelmässig gebuchtet und mit dem Triturationsapparat (dessen genauere Darstellung ich mir versagen muss, weil ich eine Zergliederung des Objektes nicht vornehmen wollte) belegt. Eine sichelförmige Falte (fa.), welche von der Ventralfläche gegen den Innenraum vorspringt, markirt die Grenze zwischen Kaumagen und Chylusdarm. Jener unpaare Blindsack, welcher auf der Grenze der zuletzt erwähnten Abschnitte bei *Mysis relicta* dorsal zur Entwicklung kommt, fehlt durchaus der *Arachnomysis*.

An den Kaumagen treten eine Anzahl von Muskelbündeln heran. Vor Allem fallen paarige Muskelbündel in das Auge, welche in fächerförmiger Anordnung von dem sattelförmig eingebuchteten Nackentheil des Cephalothorax bis zur Grenze vom cardialen und pylorialen Magenabschnitt verstreichen (Fig. 2 mu. d.). Zwei schwächere Bündel strahlen von den Seitentheilen des Panzers gegen die Seitenwandungen des Kaumagens aus (mu. lat.). Einer dieser Bündel heftet sich an eine Chitinleiste an, von der noch zwei weitere Bündel gegen die Basis der äusseren Antennen sich erstrecken.

Eine ganz ungewöhnliche Entwicklung weisen die Leberschläuche auf. Sie setzen sich aus vier Paaren: einem dorsalen, einem vorderen und zwei hinteren zusammen, die freilich an Umfang und Gestalt sehr ungleich sind. Das dorsale Paar (Taf. XIII Fig. 2, Taf. XIV Fig. 1 hep. d.) wölbt sich wie ein Bruchsack empor und füllt den Raum zwischen dem Cardialtheile des Kaumagens und dem Anfang des Chylusdarmes aus. Am unansehnlichsten ist das vordere bis zum Oesophagus ragende Paar (hep. a.) in Gestalt eines kurzen Divertikels ausgebildet, während die beiden hinteren Paare eine bisher bei Mysideen noch nicht beobachtete ungewöhnliche Länge und Ausbildung aufweisen. Sie ragen weit in den hinteren Thorakalabschnitt bis zum letzten Brustfusspaar hinein und bilden hier einen oberen (hep. p. s.) und unteren (hep. p. i.) Lebersack, die in der Höhe der vordersten Brustfüsse zusammenfliessen und durch einen gemeinsamen langen Ausfuhrgang (d. hep.) in den Pylorialtheil des Kaumagens einmünden. Vor der Mündung erweitert sich der Gang sackförmig und fliesst völlig mit dem vorderen Leberlappen

zusammen. Die gemeinsame Mündung aller Schläuche in den Pylorialabschnitt ist sehr weit. Die Leberzellen sind stark vakuolisirt; Gruppen derselben strecken sich cylindrisch und ragen weit in das Lumen der Schläuche herein.

Am meisten erinnert die Anordnung der Schläuche an das von Claus abgebildete Verhalten bei *Siriella*. Die hinteren Schläuche bleiben bei letzterer getrennt, während der von Claus als vorderer bezeichnete dem dorsalen Schlauch der *Arachnomysis* entspricht. Ein kurzes, nach vorn gerichtetes Divertikel, welches in der Abbildung von Claus deutlich kenntlich ist, würde dann dem vorderen Paare von *Arachnomysis* homolog sein.

Der Chylusdarm (int.) verengt sich kaum merklich bei seinem Abgang vom pylorialen Kaumagen und verläuft gerade gestreckt durch die Mitte des Cephalothorax unterhalb der Hoden und des Proximaltheiles der *vasa deferentia*. Da, wo letztere in rechtwinkligem Knick nach abwärts biegen, steigt er nach der Dorsalseite, um dann im ganzen Abdomen die dem Rücken genäherte Lage beizubehalten. Im Distalabschnitt des sechsten Segmentes erweitert er sich zum kurzen Rektum und mündet dann (ohne ein blindes Divertikel zu bilden) auf dem Telson durch den After aus.

Ueber die sonstigen Organsysteme von *Arachnomysis* fasse ich mich kurz, da die Untersuchung nur auf einem (allerdings wohl erhaltenen) Exemplar basirt, das ich nicht in Schnitte zu zerlegen wagte.

Das Herz ist im Vergleiche mit jenem der übrigen Mysideen auffällig verkürzt und gleichzeitig weit nach hinten verlagert. (Taf. XIII Fig. 2 cor.). In dieser Hinsicht dürfte es noch am ehesten nach den Angaben von Claus (1884 p. 6) dem Herzen von *Mysidopsis* ähneln. Es ist sehr zarthäutig und nur schwer vermochte ich an ihm die 2 Paare von Spaltöffnungen wahrzunehmen. Nach vorne entsendet es in der Höhe der Hodenfollikel die langgestreckte *aorta cephalica* (a. ceph.) und nach hinten die *aorta posterior* (a. post.). Leider bin ich nicht im Stande, über den Verlauf der sonstigen Gefässe genauere Angaben zu machen. In dieser Hinsicht wird erst die Untersuchung des lebenden Thieres Aufschluss geben, durch welche ja auch Claus zu zahlreichen neuen und interessanten Ergebnissen gerade bei Mysideen hingeführt wurde.

Das Excretionsorgan (die Antennendrüse) wurde für die Gattung *Mysis* zuerst durch G. O. Sars (1867 p. 30) nachgewiesen. Ich finde es auch bei *Arachnomysis* als ein mehrfach gebuchtetes, ziemlich dünnwandiges Säckchen vor dem Kaumagen und seitlich von dem unteren Hirnabschnitt gelegen. (Taf. XIII Fig. 2 excr.). Durch eine tiefe Bucht auf der hinteren Fläche zerfällt es in einen oberen und unteren Abschnitt, welch' letzterer in den Anfangstheil der äusseren Antennen hereinragt und hier offenbar durch einen Porus (welchen ich indessen nicht deutlich erkennen konnte) ausmündet.

Die männlichen Geschlechtsorgane setzen sich aus zahlreichen traubenförmig angeordneten Hodenfollikeln zusammen (Taf. XIII Fig. 2, Taf. XIV Fig. 1 test.), welche schon bei den jugendlichen Männchen in der Mediane unterhalb des vorderen Herzabschnittes gelegen sind. Zwei ungewöhnlich weite *vasa deferentia* (v. def.) gehen von ihnen aus und verlaufen dicht genähert und gerade gestreckt bis zum Hinterrande des Cephalothorax, um dann rechtwinklig nach abwärts geknickt und nach aussen divergirend auf den ansehnlichen Anhängen des letzten Beinpaares, welche als *penes* (Taf. XIII Fig. 2 pen.) fungiren, auszumünden.

7. Brutomysis Vogtii Chun.

Tafel XV.

Da die pelagischen Mysideen, insonderheit die an das Tiefenleben angepassten, in mehrfacher Hinsicht Interesse darbieten, so gestatte ich mir auf eine neue Gattung derselben aufmerksam zu machen, welche ein Bindeglied zwischen *Euchaetomera* G. O. Sars und *Caesaromysis* Ortm. darstellt. Weil sie die Charaktere dieser beiden, von der Challenger- und Plankton-Expedition gefischten Genera combinirt, so deutet sie den Weg an, auf dem die Umformung der Mysideen-Grundform zu jenen zarten hochpelagischen Gattungen erfolgte, welche in der *Arachnomysis* ihren extremen Ausdruck finden. In der Bezeichnung *Caesaromysis* ist nun dem monarchischen Princip Rechnung getragen worden und so gestatte ich mir dem demokratischen durch die Benennung *Brutomysis* Geltung zu verschaffen, indem ich gleichzeitig meinem soeben verstorbenen Schwiegervater, Prof. Karl Vogt, zu Ehren die neue Art als *Brutomysis Vogtii* einführe.

Die nachfolgende Schilderung basiert auf nur einem einzigen, aber wohl erhaltenen männlichen Exemplar, welches ich in dem Inhalt des in 500 m Tiefe vor Funchal (Madeira) versenkten offenen Tiefennetzes auffand. Ich hielt dasselbe anfänglich für einen Vertreter der Gattung *Euchaetomera*, erkannte indessen bei eingehender Untersuchung, dass es sich um ein jugendliches, vor der letzten Häutung stehendes Männchen einer neuen Gattung handelt.

Brutomysis unterscheidet sich von der Gattung *Euchaetomera* durch den kurzen und breiten Cephalothorax, durch die Verlängerung der Endo- und Exopoditen der Thorakalfüsse und endlich durch die Bedornung der Abdominalsegmente. In letzterer Hinsicht erinnert sie an *Caesaromysis* und *Arachnomysis*, bei denen freilich die Bedornung weit reicher und kräftiger ausgebildet ist.

Das mir vorliegende Exemplar ist 6,5 mm lang. Der Cephalothorax ist relativ kurz und breit; sein Rostrum ist zu einem scharfen Dorn umgebildet und die Seitenflügel des Schildes decken nicht den hinteren Thorakalabschnitt.

Das Abdomen ist kräftig und nicht so stark verkürzt, wie bei der Gattung *Caesaromysis*. Die fünf ersten Abdominalsegmente zeigen an den Seitenflächen schwach flügelförmig entwickelte Verbreiterungen, an deren Hinterrande jederseits etwa vier dornförmige Zähnchen auftreten. Dem sechsten Abdominalsegment fehlen zwar die Seitenflügel, aber dafür ist der Hinterrand in seiner ganzen Ausdehnung bedornt.

Die Augen sind relativ sehr gross und messen 0,65 mm. Da ich ihren Bau im nächsten Kapitel noch eingehend schildern werde, so bemerke ich nur, dass sie kurz gestielt sind und eine Scheidung in Seitenaugen und in ein breites Frontauge erkennen lassen.

Die ersten (inneren) Antennen setzen sich aus einem stämmigen dreigliedrigen Schafte zusammen, dessen mittleres Glied am kürzesten ist. Das dritte Glied bildet auf seiner unteren Aussenfläche den für die männlichen Mysideen characteristischen Zapfen aus, welcher indessen bei dem vorliegenden Exemplare noch keine Sinneshaare trägt. Ueber die Länge der beiden Geisseln, von denen die innere an der Basis kolbig aufgetrieben ist, vermag ich leider keine bestimmten Angaben zu machen, da ihre Enden abgebrochen waren. Immerhin bemerke ich, dass eine Aussengeissel so lang wie der Körper war. Die zweiten (äusseren) Antennen (Taf. XV Fig. 2) ähneln in ihrer Form jenen der Gattung *Euchaetomera*. Ihr Grundglied (1) ist unregelmässig ausgebuchtet und mit kräftigen Muskelbündeln ausgestattet. In seine Basis ist das Excretionsorgan (excr.) in Gestalt eines halbmondförmig gebogenen zweizipfligen Säckchens eingelagert. Am distalen Aussenrande neben der Schuppe läuft das Grundglied in einen Dorn aus.

Die Schuppe ist relativ kurz, aber immerhin etwas länger, als der Antennenschaft. Wie ein Hackmesser gestaltet und bogenförmig nach aussen geschwungen läuft sie in einen starken und scharfen Dorn aus, welcher innen von dem verschmälerten Distalende überragt wird. Das letztere ist beiderseits mit sehr langen Fiederborsten besetzt, welche ausserdem noch am Innenrande der Schuppe weit herab ragen; im ganzen zähle ich etwa 16 Borsten. Der dem Grundgliede aufsitzende Antennenschaft besteht aus drei Gliedern (II, III, IV), von denen das mittelste weitaus am längsten ist. Die Geissel war nur in ihrem Proximaltheil erhalten.

Da ich das einzige Exemplar schonen wollte, so vermag ich keine genaueren Angaben über die Mundwerkzeuge zu machen. Ich erwähne nur, dass der dreigliedrige Mandibulartaster in Bezug auf das Längenverhältniss der Glieder jenem der Gattung *Euchaetomera* sehr ähnelt. Die Spitze des Endgliedes (Fig. 3) ist bewimpert und nach aussen gebogen; sie zeigt auf dem Aussenrande zwei sehr lange Borsten, auf dem Innenrande drei hakenförmig gekrümmte Dornen. Den Distalrand des Endgliedes krönen fünf bewimperte Dornen.

Der Exopodit des Maxillarfusses ist wohl entwickelt und schliesst sich den nachfolgenden der Brustfüsse dicht an.

Die sieben Brustfusspaare zeichnen sich durch die spinnenförmige Verlängerung der Endopoditen und durch die kräftige Entwicklung der in elegantem Schwung nach aufwärts gebogenen Exopoditen vor jenen der Gattung *Euchaetomera* aus. Die Geisseln der Exopoditen setzen sich aus etwa 10—11 Gliedern zusammen und stehen an Länge nicht hinter jenen der *Arachnomysis* zurück. Der Endopodit des ersten Brustfusses (Gnathopod, p^1) ist, wie bei allen Mysideen, kürzer und kräftiger, als die nachfolgenden; bei *Brutomysis* ragt er leierförmig bis zu den Mandibulartastern und endet mit einer bezahnten Klaue des Daktylus (Fig. 4 dact). Dass ausserdem der Daktylus mit Hakenborsten und der Metacarpus distalwärts mit langen geraden Borsten besetzt sind, lehrt die Abbildung.

Die Endopoditen der nachfolgenden Brustfusspaare ($p^2 \ldots p^6$) sind auffällig verlängert. Während sie bei *Euchaetomera* gerade mit den Augen abschneiden, so überragen bei *Brutomysis* diejenigen des 2. bis 4. Paares noch weit den Antennenschaft. An ihnen allen ist ähnlich wie bei *Euchaetomera*, *Caesaromysis* und *Arachnomysis* der Metacarpus (Propodos) dreigliedrig (Fig. 5). Das erste dieser Glieder (mcarp. 1) ist stets das längste und wird an den hinteren Beinpaaren (das siebente war abgefallen) sogar länger, als die beiden nachfolgenden (2 und 3) zusammen genommen. Carpus und Metacarpus sind mit auffällig kräftigen Borsten besetzt, welche in ihrer Struktur durchaus mit den bei *Arachnomysis* geschilderten übereinstimmen. Dem Aussenrande der genannten Glieder sitzen nämlich in weitem Abstande kegelförmige Borsten auf, deren Spitze in einen langen Spürfaden ausläuft, während der Basaltheil von feinen Wimpern (wie eine Bürste) übersät ist. Der Innenrand ist durch lanzenförmige Borsten, die einseitig fein bewimpert sind und distalwärts als Zwillingsborsten nebeneinander stehen, charakterisirt.

Die Pleopoden waren, wie dies für die jugendlichen Exemplare charakteristisch ist, noch nicht mit gegliederten Ruderästen ausgestattet. Immerhin sind die Ruderstummel kräftig entwickelt; nur an dem ersten Paar treten die Endopoditen durch ihre Kürze auffällig hinter den Exopoditen zurück.

Der Schwanzfächer weist ein sehr kurzes, oblonges und an der Spitze abgestutztes Telson auf, das mit zwei langen Endborsten und mit vier resp. fünf kurzen Seitenborsten ausgestattet ist (Fig. 6). Die Endopoditen der Uropoden bergen an ihrer Basis das Gehörorgan mit den relativ grossen Otolithen und sind bedeutend kürzer als die Exopoditen.

Ueber die inneren Organe vermag ich nur mitzutheilen, dass die Leberschläuche in ihrer Ausbildung einigermassen an *Arachnomysis* erinnern. Die vorderen Schläuche sind kurz, die dorsalen ragen nur wenig hervor und sind sackförmig gestaltet, während die hinteren eine ansehnlichere Entfaltung aufweisen. Das dorsale Paar der letzteren ist bedeutend kürzer als das ventrale und mündet selbständig in den Pylorialabschnitt des Kaumagens ein, während das ventrale weit in die hintere Thorakalregion hineinragt und durch etwas schmälere Ausfuhrgänge unterhalb des dorsalen mündet.

Die Hodenfollikel waren zwar deutlich kenntlich, aber die *vasa deferentia* schienen noch nicht angelegt zu sein. Dagegen ragen die als *penes* fungirenden Epipodialanhänge der hintersten Brustfüsse bereits weit vor.

8. Über die Verwandtschaftsbeziehungen der pelagischen Schizopoden.

Bei Erörterung der verwandtschaftlichen Beziehungen von Schizopoden will es mich bedünken, dass es nicht angezeigt sei, nach berühmten Mustern dieses Kapitel mit einem phylogenetischen Aufputz zu beschliessen und mir den Anschein zu geben, als ob ich in die Familiengeheimnisse und Ahnenregister tiefer eingedrungen sei als meine Vorgänger. Unsere Kenntnisse vom äusseren morphologischen Bau der Schizopoden sind namentlich durch die trefflichen Monographien von G. O. Sars in schätzenswerter Weise gefördert worden, aber die Entwicklungsgeschichte einer grossen Zahl wichtiger Typen ist völlig unbekannt und zudem weist auch die Erforschung der Weichteile empfindliche Lücken auf. Da fehlt in vielen Fällen eine sichere Basis, auf der das luftige Gebäude der Spekulation errichtet werden könnte; da müsste häufig das subjektive Ermessen über den Mangel an objektiver Kenntniss hinweghelfen. Aus eigener Anschauung kenne ich die wichtigsten Vertreter der eine pelagische Lebensweise führenden Schizopoden, d. h. jener Arten, welche im freien Ocean von der Oberfläche an bis in grössere Tiefen verbreitet sind. Auf diese will ich mich beschränken, zumal es mir auch gelungen ist, über den inneren Bau der aberrantesten Gattungen einige Aufschlüsse zu erhalten. Man erwarte also nicht, dass ich mich des Breiteren über die Anschauungen von Boas (1883), welche in Ortmann (1893) einen Fürsprecher fanden, auslasse und die Gründe nochmals vorführe, die ihn veranlassten, die Schizopoden in die beiden Ordnungen der *Euphausiacea* und *Mysidacea* aufzulösen. Mich will es bedünken, dass wir sehr wohl die Schizopoden als eine geschlossene Gruppe auffassen können und ich möchte auch glauben, dass der bewährte Kenner des Schizopoden, G. O. Sars, das Richtige getroffen hat, wenn er (1885 p. 10) sie in die vier Unterordnungen: *Lophogastridae*, *Eucopidae*, *Euphausidae* und *Mysidae* einteilte. Ob es ratsam ist, die Eucopiden mit den Lophogastriden zu einer Gruppe zu vereinen und die Schizopoden mit Gerstäcker (1889) in die beiden Tribus Holotropha (Mysidae, Lophogastridae) und Hemitropha (Euphausidae) einzutheilen, will ich nicht erörtern. So viel steht jedenfalls fest und ist durch alle Kenner der Schizopoden anerkannt worden, dass die Mysideen die primitiveren, die Euphausiden hingegen die höher organisierten Schizopoden abgeben.

Was ich in diesen Zeilen beabsichtige, lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass die Anpassungen an eine pelagische Lebensweise in grösseren Tiefen anschaulicher als es bisher geschehen ist, beleuchtet werden. Im Verlaufe dieser Darlegungen hoffe ich dann auch den Nachweis führen zu können, dass die pelagischen Mysideen einen eigenartigen und einseitig weiter ent-

wickelten Zweig dieser formenreichen Gruppe abgeben, welcher in der aberrantesten Mysidee, nämlich der *Arachnomysis*, gipfelt. Ich gedenke weiterhin auf die Thatsache aufmerksam zu machen, dass die an der Oberfläche lebenden Schizopoden primitivere Charaktere wahren, als jene, welche sich an den Aufenthalt in grösseren Tiefen anpassten: mit kurzen Worten also, dass eine aus biologischen Gründen wahrscheinliche Entwicklungsweise ihre Parallele in dem morphologischen Bau findet.

Ich beginne meine Darlegungen mit den **Euphausiden**, da ihre biologischen Verhältnisse einfacher liegen, als bei den Mysideen. Sie alle sind ächt pelagische Organismen, welche, wie dies im ersten Abschnitt erörtert wurde, nicht nur an der Oberfläche, sondern auch in grösseren Tiefen einen wichtigen und constanten Bruchtheil der pelagischen Lebewelt abgeben. Nur eine Gattung, nämlich ***Bentheuphausia*** G. O. Sars, macht eine Ausnahme, insofern sie an den Aufenthalt in der Nähe des Tiefseebodens sich anpasste. Sie wurde in den Gründen des Atlantischen und Pacifischen Oceans aus Tiefen von 1000—1800 Faden gelothet (G. O. Sars 1885 p. 108) und nimmt in einer Hinsicht besonderes Interesse in Anspruch: *Bentheuphausia amblyops* ist nämlich die einzige Euphauside, deren acht Paare von Brustfüssen durchaus gleichmässig entwickelt sind und keine Rückbildungen erfahren. Die mittelsten Beinpaare sind länger als die vorausgehenden (unter denen das gewöhnlich als Kieferfuss bezeichnete Extremitätenpaar in keiner Weise auffällig von den nachfolgenden verschieden ist) und das achte Paar ist nicht verkümmert. In dieser Hinsicht hat entschieden *Bentheuphausia* ursprünglichere Charaktere gewahrt, als alle übrigen Euphausiden. Wenn wir sie trotzdem nicht als die Stammform der pelagischen Euphausiden in Anspruch nehmen, sondern lediglich als einen der Euphausidenstammform nahe stehenden Vertreter betrachten, so geschieht das mit Rücksicht auf die sinnfälligen Anpassungen an das Leben in grossen Tiefen. Die Augen sind rudimentär geworden und gleichzeitig schwanden mit ihnen die Leuchtorgane. In Correlation zu dem mangelnden Seh- und Leuchtvermögen hat der Spürapparat eine ungewöhnliche Entwicklung erhalten: die Antennengeisseln scheinen sehr lang zu werden (nach den Bruchstücken zu urteilen) und die Palpen der Mandibeln und zweiten Maxillen zeugen von monströser Ausbildung.

Leuchtorgane und wohl entwickelte Kugelaugen haben wir entschieden der Euphausidenstammform zuzuschreiben und wenn wir nun unter den bis jetzt bekannt gewordenen Gattungen Umschau halten, so stossen wir zunächst auf die Genera ***Thysanopoda*** M. Edw. (***Nocticula*** J. V. Thompson) und ***Nyctiphanes*** G. O. Sars, welche noch am meisten primitive Charaktere wahren. Sie sind an der Oberfläche (vielleicht auch in grösseren Tiefen) weit verbreitet (s. p. 140) und erweisen sich in jeder Hinsicht als typisch gestaltete Euphausiden. Ihre kugligen Augen sind kurz gestielt und die Leuchtorgane treten in der bekannten Anordnung entgegen, insofern ausser den in die Augen eingebetteten noch zwei Paare an der Brust (an der Basis des zweiten und siebenten Fusspaares) und vier unpaare in der Mediane der ersten Abdominalsegmente zur Ausbildung gelangen. In einer Hinsicht freilich lassen sich Umformungen ursprünglicher Anlagen nachweisen, insofern nämlich die achten Brustfusspaare verkümmert sind. Bei *Nyctiphanes* ist das siebente Paar zwar wenig kürzer als das vorausgehende, aber es besteht aus nur zwei Gliedern und entbehrt des Exopoditen. *Thysanopoda* zeigt es in allen Gliedern wohl ausgebildet und mit einem Exopoditen versehen, aber bereits etwas verkürzt. Die Rückbildung des letzten Beinpaares geht gleichfalls bei *Nyctiphanes* weiter als bei *Thysanopoda*, insofern die letztere wenigstens noch einen wohl entwickelten Exopodit aufweist, welcher der ersteren völlig

mangelt. Mir scheint demgemäss die Gattung *Thysanopoda* den bei *Bentheuphausia* wahrnehmbaren normalen Verhältnissen in der Gestaltung der Brustfusspaare am nächsten zu kommen.

Die bisher genannten Genera leiten zu der kosmopolitischen, an der Oberfläche wie in grösseren Tiefen verbreiteten ***Euphausia*** über, deren wesentlicher Charakter in der Verkümmerung der beiden (zu borstentragenden Stummeln reducirten) letzten Beinpaare beruht. Im Uebrigen wahrt sie so vollkommen die Charaktere der Gruppe, dass sie meist als typischer Repräsentant derselben hingestellt wird. Während die Gattungen *Thysanopoda, Nyctiphanes* und *Euphausia* zwar die Oberfläche bevölkern, aber doch auch (wie die Schliessnetzfänge lehren) zum Theil in grössere Tiefen absteigen, so drückt sich die Anpassung an den dauernden Aufenthalt in nur vom Dämmerlicht durchdrungene oder dunkle Regionen bei ***Thysanoëssa*** Brandt durch die Zweitheilung der Augen in ein Front- und Seitenauge aus. Wir stossen zum ersten Male bei unseren Betrachtungen auf einen Charakterzug in der Ausbildung des Sehorganes, welcher, wie dies im nächsten Kapitel nachgewiesen werden soll, lediglich pelagischen Crustern zukommt und ein untrügliches Merkmal für die Anpassung an das Leben in dunklen Regionen darstellt. Ich werde den Beweis für diesen Satz allerdings erst später bei den Betrachtungen über die Leistung des Dunkelauges zu führen haben und begnüge mich daher an dieser Stelle mit einem Hinweis auf das nächste Kapitel. Die Gattung *Thysanoëssa* schliesst sich nun der *Thysanopoda* bezüglich der Gestaltung der beiden letzten Brustfusspaare insofern an, als das achte Paar völlig rudimentär wird, unterscheidet sich aber dadurch von ihr, dass das siebente Paar stärker reducirt ist. Vor Allem fällt indessen die ungewöhnlich kräftige Entwicklung des zweiten Paares auf, dessen Endglieder mit langen, zweizeilig angeordneten Dornen besetzt sind.

Unmittelbar an *Thysanoëssa* schliesst sich die merkwürdige und artenreiche Tiefsee-Gattung ***Nematoscelis*** G. O. Sars an. Die Augen erreichen bei einigen Arten monströse Dimensionen und sind stets in ein bald mehr, bald minder umfängliches Frontauge und in ein deutlich abgesetztes Seitenauge getheilt. Dabei beginnt das Retinapigment zu schwinden und durch seinen Mangel eine Ueberempfindlichkeit gegen grelle Beleuchtung zu bedingen. Die langen Antennen sind mit einem reichen Besatz von langen Sinneshaaren ausgestattet und im Gegensatz hierzu wird der Mandibulartaster auffällig klein. Während die rudimentären beiden letzten Brustfusspaare durchaus an *Thysanoëssa* erinnern, so wird das bei der letzteren Gattung verlängerte zweite Fusspaar zu einem mächtigen Raubfuss umgemodelt, an dessen beiden letzten Gliedern die Dornen zu stechenden Stiletten sich ausbilden.

In vieler Beziehung eigenartig gestaltet tritt uns die aberranteste Ephausidengattung, nämlich ***Stylocheiron*** G. O. Sars, entgegen. Keinesfalls bilden *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* den Durchgangspunkt für ihre phylogenetische Entwicklung und ich möchte vermuthen, dass erst bei Erweiterung unserer Kenntnisse Gattungen sich werden auffinden lassen, welche zwischen *Thysanopoda* und *Stylocheiron* sich einreihend, das volle Verständnis für die monströse Gestaltung der letzteren eröffnen. Denn die enorme Verlängerung des dritten Brustfusspaares (nicht des zweiten, wie bei *Nematoscelis*) zu einem Raubfusse, nicht minder auch die Umbildung seiner letzten Glieder zu einer Scheerenhand treten ganz unvorbereitet in die Erscheinung. Der Mandibulartaster, bei *Nematoscelis* bereits unansehnlich, schwindet und nicht weniger auffällig ist die Reduktion der Leuchtorgane an der Basis des zweiten Fusspaares und an den zweiten bis vierten Abdominalsegmenten. Das letzte Brustfusspaar wird bis auf den kleinen Exopoditen völlig rückgebildet, während das vorausgehende, wie ich für *Stylocheiron mastigophorum* nachwies (p. 150). Differenzen

nach den Geschlechtern erkennen lässt. Bei dem Männchen wird es in ähnlicher Weise wie das letzte Paar rückgebildet, während es bei dem Weibchen einen zweigliedrigen Endopoditen neben dem kleinen Exopodit aufweist. In besonderem Maasse bemerkenswerth und unter den Euphausiden einzig dastehend ist indessen der Umstand, dass auch das drittletzte Fusspaar in den Kreis der Rückbildungen einbezogen wird. Wie ich nämlich nachwies (p. 149), so fehlt es dem Männchen vollständig (selbst der Exopodit ist geschwunden), während es bei dem Weibchen wohl entwickelt zum Tragen der Eier Verwerthung findet.

Wenn auch die Verkümmerung der Mandibulartaster und der hinteren Brustfusspaare gleichzeitig den Verlust zahlreicher Sinnesborsten, die ihnen bei den übrigen Euphausiden ansitzen, zur Folge hat, so wird doch ein überreicher Compens hierfür durch die einzig dastehende Entfaltung des Spürapparates geboten. Die Augen bilden sich zu den vollkommensten Dunkelaugen aus, welche wir überhaupt bis jetzt kennen. Das Retinapigment, bei manchen *Nematoscelis*-Arten noch nachweisbar, schwindet vollkommen und teleskopartig thürmt sich das Frontauge mit seinen langen und grossen Facettengliedern über das Seitenauge empor. Die Antennen, welche erst durch meine Schilderung in ihrer prächtigen Entfaltung bekannt wurden, sind auf den Schaftgliedern mit langen Fiederborsten ausgestattet, wie sie in ähnlicher Gestaltung auch den langen Flagella aufsitzen. So repräsentiren denn die *Stylocheiron*-Arten mit ihren zu gewaltigen Raubfüssen und in Scheerenhände auslaufenden dritten Fusspaaren, mit den monströsen, je ein Leuchtorgan einschliessenden Dunkelaugen, mit ihren nicht minder absonderlich entfalteten Antennen die verkörperten Ideale von räuberisch lebenden Bewohnern der dunkeln Wasserschichten.

Auch der Bau der inneren Organe lässt manche Züge erkennen, welche die Gattung *Stylocheiron* zum aberrantesten Vertreter der Euphausiden stempeln. Dies gilt speciell für das Nervensystem, dessen im Cephalothorax gelegener Bauchtheil eine Concentration erkennen lässt, wie sie bisher unter den Schizopoden noch nicht nachgewiesen wurde. Als eine ganz eigenartige Anpassung an das Tiefenleben hebe ich endlich das von mir beschriebene „Stirnherz“ (p. 157) hervor, welches allein bei *Stylocheiron* unter den gesammten Crustaceen bis jetzt zur Beobachtung gelangte. Die Kopfarterie schwillt nämlich zwischen den beiden Hirnlappen zu einer Ampulle an, welche mit kräftigen Muskeln umgürtet zu Pulsationen befähigt wird. Das Auftreten eines Stirnherzens steht in Correlation mit der mächtigen Entwicklung der Augen resp. der von Blutcapillaren durchsetzten Augenganglien. Der Reibungswiderstand, welchen das fein entwickelte Capillarnetz bedingt, mag Veranlassung gegeben haben, dass ein besonderer pulsirender Apparat (analog den Kiemenherzen der Cephalopoden oder den Lymphherzen der Wirbelthiere) zur Ausbildung gelangte.

Wenn es mir nun gelungen sein sollte, die Umbildungen der Euphausidengrundform durch die Anpassungen an das Leben in unbelichteten Regionen verständlich gemacht zu haben, so würde dann auch gleichzeitig der aus biologischen Gründen gewiss verständliche Nachweis erbracht sein, dass die Oberflächenformen als die primitiveren den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Tiefengenera *Thysanoëssa*, *Nematoscelis* und *Stylocheiron* abgaben. Es ist eine weite Etappe, welche von *Thysanopoda* bis zu *Stylocheiron* führt und wenn auch noch manche Bindeglieder fehlen, so geben doch die bei *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* ausgeprägten Umbildungen der Grundform einen Wink ab, auf welchem Wege die aberrantesten Euphausiden ihre originelle Gestaltung erlangten.

Die Entwicklungsgeschichte unterstützt unsere Auffassung insofern, als sie lehrt, dass bei *Nematoscelis* (G. O. Sars 1885, Taf. XXI, Fig. 23—25) die älteren Larven ein normal gestaltetes zweites Brustfusspaar aufweisen, welches erst allmählich in den Raubfuss übergeführt wird und als weiterhin die den Oberflächenarten zukommende Kugelform des Auges auch für die Larven charakteristisch ist und erst sekundär dem zweigetheilten Front- und Seitenauge Platz macht.

Es dürfte sich vielleicht empfehlen, durch ein Schema die verwandtschaftlichen Beziehungen der Euphausidengattungen auszudrücken:

Stammform der Euphausiden

Bentheuphausia *Thysanopoda*

Nyctiphanes

Euphausia

Thysanoessa

Nematoscelis

Stylocheiron

Weit mannigfaltiger als bei den Ephausiden gestalten sich die biologischen Verhältnisse bei den **Mysideen**. Die meisten Arten leben in Schwärmen an den Küsten, indem sie mit Vorliebe in der Nähe des Grundes schweben. Zu diesen Flachwasserbewohnern gesellen sich zahlreiche Genera, welche gemeinsam mit Lophogastriden und Eucopiiden einen charakteristischen Bestandtheil der Tiefseefauna abgeben. Eine dritte Gruppe endlich steht diesen Grundbewohnern in den pelagischen Mysideen gegenüber, welche in relativ wenigen Gattungen und Arten die Oberfläche und die grösseren Tiefen der Oceane bewohnen.[1]) Wenn wir nicht schon längst erkannt hätten, dass eine scharfe Grenze zwischen der oberflächlichen Küstenfauna und der den Grund besiedelnden

[1]) Gerstaecker hat in seiner Bearbeitung der Schizopoden für „Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs" (1889) mit anerkennenswerther Sorgfalt die Angaben über die räumliche Verbreitung (p. 670—683) zusammengestellt. Ich fasse mich bei meinen Darlegungen um so kürzer, als ich vielfach Gelegenheit fand, die Tabellen G.'s zu prüfen und von ihrer Zuverlässigkeit mich zu überzeugen. Wenn die Scheidung in pelagische Mysideen einerseits und in Flachwasser- und Tiefsee-Mysideen andererseits bei mir schärfer betont wird, so stütze ich mich hierbei nicht nur auf die Resultate der Plankton-Expedition, sondern auch auf meine eigenen Ergebnisse, welche G. zur Zeit der Abfassung seiner Darstellung unbekannt waren.

Am Schlusse seiner Schilderung erörtert G. die Frage, wie die äusseren Existenzbedingungen auf den Bau der Augen einwirkten und kommt zur Ansicht, dass „die vielgepriesene Anpassungstheorie" nicht zu Recht bestünde. Ich hoffe indessen nicht nur in dem vorliegenden, sondern namentlich auch im nächsten Kapitel den Nachweis führen zu können, dass ein feineres Eindringen in den Bau der Augen uns einen geradezu glänzenden Beweis für die Anpassungsfähigkeit von Organismen an äussere Existenzbedingungen liefert.

Tiefseefauna nicht zu ziehen ist, so würden gerade die Mysideen ein lehrreiches Beispiel für den allmählichen Uebergang der Küstenformen in die Tiefseearten abgeben. Die Gattungen *Mysis* Latr., *Leptomysis* G. O. Sars, *Podopsis* v. Ben., *Chiromysis* G. O. Sars, *Heteromysis* Smith, *Gastrosaccus* Norm., *Anchialus* Kroyer und *Chlamydopleon* Ortm. scheinen die oberflächlichen Küstenregionen zu bevorzugen, während die Vertreter der Gattungen *Hemimysis* G. O. Sars, *Pseudomma* G. O. Sars, *Erythrops* G. O. Sars, *Parerythrops* G. O. Sars, *Mysideis* G. O. Sars und *Mysidella* G. O. Sars bereits in grössere Tiefen hinabreichen und zu den ächten Tiefseegattungen *Boreomysis* G. O. Sars, *Petalophthalmus* Willem.-Suhm und *Amblyops* G. O. Sars überleiten.[1]) Die Anpassungen an den Tiefenaufenthalt prägen sich häufig in der Gestaltung der Augen aus, welche bald ungewöhnlich vergrössert *(Boreomysis megalops)* bald in dorsoventraler Richtung abgeplattet *(Erythrops)*, bald verkleinert *(Boreomysis microps)*, bald endlich vollständig rückgebildet werden *(Mysidella typhlops)*. Unter den blinden Formen nehmen einige Gattungen durch die originelle Art der noch erhaltenen Augen resp. Augenstiele besonderes Interesse in Anspruch. Bei *Pseudomma* verschmelzen die Augenstiele zu einer grossen unpaaren Platte; bei *Petalophthalmus* sind sie getrennt und löffelförmig gestaltet, während bei *Boreomysis scyphops* die Augen wie ein Becher eingedrückt erscheinen. Wenn auch bei Tiefenformen die Augen normal erhalten resp. vergrössert sind, so wird doch niemals die Kugelform zu Gunsten einer Gliederung in Front- und Seitenauge aufgegeben. Die letztere Augenform ist ein ausschliesslicher Charakterzug für die pelagischen Tiefsee-Mysideen, deren Betrachtung uns hier vorwiegend beschäftigen soll.

Als eine typische, hochpelagische Mysidee, welche an der Oberfläche aller tropischen und subtropischen Oceane verbreitet ist, tritt uns zunächst die Gattung **Siriella** Dana entgegen. Ihr Cephalothorakalschild ist relativ kurz und deckt nicht die hinteren Brustsegmente; die Augen wahren die Kugelform und die Antennenschuppe, am Aussenrand nicht beborstet, überragt bei allen Arten weit den Schaft der äusseren Fühler. In besonderem Maasse charakteristisch für die Gattung ist die Ausbildung scharfer Sichel-Klauen an dem Endgliede der Brustfüsse und die Entwicklung von spiral eingerollten Kiemenanhängen an den fünf ersten Pleopodenpaaren des Männchens. Das Telson ist spatelförmig ausgezogen und an dem Rande dicht bedornt. Die sekundären Geschlechtscharaktere sind so auffällig ausgeprägt, dass erst Claus (1868) die von J. V. Thompson beschriebene Gattung *Cynthia* als das geschlechtsreife Männchen von *Siriella* erkannte. Abgesehen von den bei allen männlichen Mysideen charakteristisch umgestalteten inneren Antennen unterscheidet sich nämlich das Männchen durch die wohl entwickelten mit Kiemenschläuchen ver-

[1]) In seiner Beschreibung der vom „Albatross" erbeuteten Schizopoden führt Ortmann (1894 p. 106) eine *Boreomysis californica* als pelagisch lebende Mysidee an. Es wäre dies ein auffälliges Abweichen von der Norm, insofern alle bisher bekannt gewordenen 7 Arten von *Boreomysis* auf dem Grunde der Tiefsee gefunden wurden. Da indessen Ortmann selbst zugibt, dass ihm die Zugehörigkeit der Art zu der Gattung *Boreomysis* zweifelhaft ist, so kann auf seine Angaben kein Wert gelegt werden.

Ebenso ist es mir zweifelhaft, ob die Vertreter der Gattung *Anchialus* Kroy. den pelagischen Mysideen zugerechnet werden können. In ihrem Bau entfernt sie sich jedenfalls weit von den hier zu schildernden pelagischen Gattungen und nur die Kürze der Schuppe stimmt mit dem Verhalten einiger noch zu erwähnender Formen überein. Bei kritischer Sichtung der Angaben über die Verbreitung ergibt sich zudem, dass eigentlich nur von einer Art, *A. typicus* Kroy. das Vorkommen an der Oberfläche des Oceans von Kroyer (1861 p. 53) und G. O. Sars (1885 p. 197) betont wird. Die übrigen Arten (*A. angustus*, und *agilis*) wurden von G. O. Sars (1876 p. 79) und der Challenger-Expedition im flachen Wasser auf Sandboden in direkter Nähe der Küste erbeutet, während von dem bei Celebes gefischten *A. pusillus* G. O. Sars zuverlässige Angaben über den Fundort fehlen. Jedenfalls können wir im Hinblick auf die noch recht dürftigen Notizen über die geographische Verbreitung die Gattung *Anchialus* nicht ohne Weiteres den pelagischen Mysideen zurechnen.

sehenen 5 Pleopodenpaare von den Weibchen mit ihren rudimentären Pleopoden. Ausserdem bilden die letzteren drei Paare von Brutlamellen zu einem die Eier bergenden Marsupium aus.

Es fällt nun nicht leicht, anzugeben, inwieweit *Siriella* primitive Charaktere wahrt und der Grundform der Mysideen nahe steht. Bei der unvollständigen Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und der noch lückenhafteren über die innere Organisation ist überhaupt eine phylogenetische Ableitung der Mysideen ausserordentlich erschwert. Wir können nur im Allgemeinen sagen, dass Gattungen mit mangelhaft entwickelten oder rudimentär gewordenen Extremitäten sich ebenso weit von den Stammformen entfernt haben, wie solche mit monströs ausgebildeten Körperanhängen. Da wir weiterhin annehmen dürfen, dass gleichartig entwickelte Extremitätengruppen auf ein ursprüngliches Verhalten hindeuten, so sei erwähnt, dass die Tiefseegattungen *Petalophthalmus* und *Boreomysis* in der Ausbildung von Brutlamellen an den sieben Thorakalfusspaaren vielleicht einen alterthümlichen Zug wahren. Diese finden wir bei *Siriella* auf 3 (bei *Mysis* und anderen Gattungen auf 2) Paare reducirt. Da nun weiterhin die Pleopodenpaare des Männchens wohl entwickelt sind (nur das erste zeigt den Endopodit verkürzt) so liegen in dieser Hinsicht bei *Siriella* offenbar ursprünglichere Verhältnisse vor, als bei *Mysis* und den ihr nahe stehenden Gattungen *Hemimysis*, *Podopsis* und *Chlamydopleon* mit zwei resp. drei verkümmerten Pleopodenpaaren. Das Auftreten scharfer Klauen an den Brustfüssen ist jedenfalls auf Rechnung der pelagischen Lebensweise zu setzen. Während nämlich die Grundformen sich vorwiegend von Aas nähren, so führen die pelagischen eine räuberische Lebensweise, bei der ihnen die Klaue als einhauende und das Festhalten der gefassten Beute erleichternde Waffe zu Statten kommt. Endlich sei noch darauf hingewiesen, dass die Gliederung des Metacarpus (Propodus) in mehrere Abschnitte offenbar secundär aus dem einfachen Verhalten sich ableitet. In dieser Hinsicht wahrt *Siriella* mit ihrem ungegliederten oder nur gelegentlich in 2 Abschnitte zerfallenen Metacarpus wiederum einfachere Verhältnisse, als *Mysis* mit ihrem 6 gliedrigen Metacarpus.

Wir kommen also durch Analyse der äusseren Körperanhänge (die, um Weitschweifigkeiten zu vermeiden, nur auf die meist zur Unterscheidung der Gattungen benutzten Charaktere beschränkt wurde) zum Schluss, dass *Siriella* jedenfalls ursprünglichere Charaktere wahrt, als *Mysis* und die meisten Flachwassermysideen. Mit Genugthuung kann ich hervorheben, dass diese Auffassung eine wesentliche Stütze durch die Beobachtungen von Claus über das Herz der Mysideen erhält. Er schreibt (1884 p. 6): „Ganz auffallend langgestreckt ist das Herz bei *Siriella*, welches nahezu durch den ganzen Mittelleib bis in das letzte Segment desselben verläuft und somit einen ursprünglichen, an das Phyllopodenherz erinnernden Typus bekundet. Weit kürzer und besonders in seinem hinteren Abschnitt zusammengezogen erscheint das Herz von *Mysis*.“ Vielleicht deutet auch die geringere Zahl von Leberschläuchen bei *Siriella* (drei resp. vier Paare) auf ein primitiveres Verhalten, als bei *Mysis* (mit fünf Paaren) hin.

Ziemlich ungezwungen lässt sich nun von *Siriella* die zweite pelagische Mysideengattung, nämlich **Euchaetomera** G. O. Sars ableiten. Die wesentlichen Charakterzüge von *Siriella*, nämlich die vollzählige Entwicklung der Pleopoden und die Ausbildung von Klauen an den Brustfüssen bleiben gewahrt. Dagegen kommen die Kiemenanhänge der männlichen Pleopoden in Wegfall und beginnt das Telson sich auffällig zu verkürzen. Es ist mit zwei langen Endborsten ausgestattet, welche übrigens bei *Siriella* bereits angedeutet sind (Claus 1868 Taf. XVIII Fig. 16 u. 17). Andererseits strecken sich in Anpassung an die flottirende Lebensweise bedeutend die Endopoditen der Brustfüsse, indem gleichzeitig die auch *Siriella* zukommenden Dornen der einzelnen Glieder

sich kräftiger ausbilden und offenbar Vermittler von Sinnesempfindungen (wie bei den später zu erwähnenden Gattungen) werden. Dass die spinnenartige Verlängerung der Beine mit einer Gliederung des Metacarpus in drei Abschnitte Hand in Hand geht, kann nicht überraschen. Die Antennenschuppe stimmt in ihrer Form mit jener von *Siriella* überein, ist aber relativ etwas kürzer. Von besonderem Interesse ist nun der Umstand, dass das Auge seine Kugelform aufgibt und in ein Front- und Seitenauge getheilt erscheint. Wenn auch die vom Challenger erbeuteten Exemplare an der Oberfläche gefischt wurden, so glaube ich doch, dass die Gestalt der Augen auf einen normalen Aufenthalt in grösseren Tiefen hindeutet; jedenfalls zeugt ihre Ausbildung für eine sinnfällige Convergenz mit jenen der in der Tiefe lebenden pelagischen Ephausiden.

G. O. Sars hat bei der Charakteristik der Gattung *Euchaetomera* (1885 p. 211) darauf hingewiesen, dass sie manche Züge ihres Baues mit der merkwürdigen Tiefseegattung *Erythrops* gemein hat. Wie jene, so besitzt auch die letztere spinnenfüssige, in Endklauen auslaufende Brustbeine, die vollzähligen Pleopoden und ein auffällig verkürztes, mit zwei Endborsten ausgestattetes Telson. Da auch die Gliederung des Körpers und der Extremitätenanhänge keine auffälligen Unterschiede von *Euchaetomera* erkennen lassen, so wäre es von besonderem Interesse, zu erfahren, ob die Beschaffenheit der Weichtheile auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen hindeutet. Würde eine solche sich begründen lassen (leider mangeln alle Angaben über den inneren Bau), so möchte die Thatsache um so mehr an Interesse gewinnen, dass bei verwandten Gattungen die am Grunde der Tiefsee sich aufhaltenden keine getheilten Augen, die in dunkeln Regionen eine pelagische Lebensweise führenden dagegen das über die Seitenaugen sich vorwölbende Frontauge aufweisen.

So viel ist indessen sicher, dass die Gattung **Brutomysis** Chun der *Euchaetomera* sehr nahe steht. Die Brustfüsse haben sich noch mehr verlängert, die in Front- und Seitenauge geschiedenen Sehorgane sind relativ grösser und das Telson ist ebenso auffällig verkürzt wie bei *Euchaetomera*. Ein neuer Erwerb liegt in der bei *Brutomysis* zum ersten Mal angedeuteten Bedornung des Körpers: das Rostrum ist zu einem scharfen Dorn umgebildet und die Abdominalsegmente sind mit bedornten Flügeln ausgestattet. Das Cephalothorakalschild ist verkürzt und läuft in deutlich sich abhebende Seitenflügel aus.

So leitet denn Brutomysis zu den extremen Endformen der pelagischen Mysideenreihe über, unter denen zunächst die Gattung **Caesaromysis** Ortm. durch die reiche Bestachelung des Körpers und durch das verkürzte Abdomen auffällt. Die Antennenschuppe, welche bei *Brutomysis* und *Euchaetomera* nur wenig länger als der Schaft ist, wird auffällig verkürzt und der Exopodit des Kieferfusses schwindet. An den Augen wird das Seitenauge zu Gunsten des mächtig entwickelten Frontauges stark reducirt und gleichzeitig verlängert sich der Augenstiel.

Manche Eigenthümlichkeiten im Baue der *Caesaromysis* geben uns den Schlüssel zum Verständniss der originellsten und aberrantesten aller Mysideen, nämlich der Gattung **Arachnomysis** Chun, ab. In Anpassung an das Schwebvermögen erreichen die Antennengeisseln eine unerhörte Länge und gleichzeitig ziehen sich die Endopoditen der Brustbeine nach Art von Spinnenfüssen mindestens so lang wie bei den *Erythrops*-Arten aus. Die auffällige Kürze des glattrandigen Telson ist offenbar gleichfalls auf Rechnung des Schwebvermögens zu setzen. Diese Behauptung mag auf den ersten Blick paradox klingen, da ein lang ausgezogenes Endsegment das Schweben unterstützen würde. Wenn wir indessen bedenken, dass die monströsen Antennen und die ungewöhnlich verlängerten Innen- und Aussenglieder der Brustfüsse einen bedeutenden Reibungs-

widerstand bedingen und einer raschen Ortsbewegung, wie sie durch einen breiten und geschlossenen Schwanzfächer vermittelt wird, direkt hinderlich sind, so kann es nicht überraschen, dass zu Gunsten des Schwebvermögens auf eine kräftige Ortsbewegung durch Reduktion des Telsons Verzicht geleistet wurde. Aehnliche Erwägungen mögen es vielleicht auch erklärlich erscheinen lassen, dass alle spinnenfüssigen Mysideengattungen, wie *Euchaetomera*, *Erythrops*, *Brutomysis* und *Caesaromysis* mit einem verkürzten Telson ausgestattet sind. Eine weitere Eigenthümlichkeit von *Arachnomysis* liegt in der halsartigen Streckung des Vorderkörpers, welche eine unter den Schizopoden einzig dastehende Concentration der Mundwerkzeuge einerseits und der sieben Brustfusspaare andererseits zur Folge hat. Ganz auffällig für unsere Gattung ist weiterhin der vollständige Schwund der Antennenschuppe. In dieser Hinsicht steht wiederum *Arachnomysis* durchaus isolirt unter den gesammten Schizopoden da, aber immerhin sei nicht unerwähnt, dass die rudimentäre Gestalt der Schuppe bei *Caesaromysis* dieses extreme Verhalten vorbereitet. Mit der letzteren Gattung theilt *Arachnomysis* endlich noch den Mangel von Exopoditen an den Kieferfüssen.

Auch in einer anderen Hinsicht scheint *Caesaromysis* lehrreich für das Verständnis eigenartiger Verhältnisse bei *Arachnomysis* zu sein. Das Seitenauge der ersteren Gattung ist wenig umfangreich im Vergleich mit dem Frontauge; bei *Arachnomysis* schwindet es vollständig und nur das monströs entwickelte Frontauge sitzt dem ungewöhnlich langen Stiele auf. Hiermit wird ein Extrem in der Bildung der Dunkelaugen erreicht, welches ebenfalls in der Reihe der Crustaceen bis jetzt noch nicht zur Beobachtung gelangte.

Wenn wir weiterhin noch in Betracht ziehen, dass der Spürapparat des Männchens an den Antennen und längs der Endopoditen der Brustfüsse eine geradezu glänzende Ausbildung erfährt, so glaube ich, der wesentlichen Eigenthümlichkeiten gedacht zu haben. Inwiefern der Bau der inneren Organe eigenartig dasteht — namentlich was die Configuration der Bauchganglienkette, der Leberschläuche und des auffällig concentrirten und rückwärts verlagerten Herzens anbelangt — lässt sich zur Zeit noch nicht beurtheilen.

Ziehen wir den Gesammtbau von *Arachnomysis* in Betracht, so glaube ich wohl nicht zu weit zu gehen, wenn ich in ihr den aberrantesten Vertreter der gesammten Schizopoden erblicke. Sie bildet das Endglied einer Entwicklungsreihe, welche mit *Siriella* beginnend durch die Gattungen *Euchaetomera*, *Brutomysis* und *Caesaromysis* eine Steigerung auffälliger Charaktere erkennen lässt. Die Gattung *Stylocheiron*, in der wir den extremsten Vertreter der Euphausiden kennen lernten, weicht immerhin von der Grundform noch nicht so weit ab, wie *Arachnomysis*, welcher eine Antennenschuppe fehlt und deren optischer Apparat sich nur aus einem eigenartigen und monströsen Frontauge aufbaut! Das sind nicht die einzigen auffälligen Charaktere unserer Gattung, aber ihre Erwähnung mag nur genügen, um darzuthun, dass bei keinem Vertreter der Mysideen, Euphausiden, Eucopiiden und Lophogastriden die Umformung charakteristischer Organsysteme und Körperanhänge ähnlich weit gediehen ist.

Die pelagischen Mysideen, welche in der Gestaltung ihrer Augen sich als typische Bewohner grösserer Tiefen erweisen, sind erst im Laufe der letzten 10 Jahre entdeckt worden. Sicherlich wird es bei emsigem Nachforschen gelingen, neue Gattungen aufzufinden, welche die Kette dieser originellen Wesen enger schliessen und zur Stütze für die oben vorgetragene Ansicht dienen, dass die pelagischen Mysideen einen in sich abgeschlossenen und in einseitiger Richtung weiter entwickelten Zweig der genannten Schizopodengruppe abgeben.

Litteraturverzeichniss.

Boas, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken in: Morpholog. Jahrbücher Bd. 8. 1883. p. 485—579. Taf. 21—24.

Chun, C., Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna, in: Bibliotheca zoologica, Heft I, 1887.

— Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise, II Abth., in: Sitzungsber. K. Pr. Akad. d. Wissensch. 1889 XXX. Taf. III.

— Leuchtorgan und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in grossen Meerestiefen, in: Biologisches Centralblatt. 1893. Bd. XIII. Nr. 17 u. 18.

Claus, C., Ueber einige Schizopoden und niedere Malakostraken Messina's, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 13. 1863, p. 422—551, Taf. 25—29.

— Ueber die Gattung *Cynthia* als Geschlechtsform der Mysideengattung *Siriella*, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 18. 1868, p. 271—280, Taf. 18.

— Untersuchungen zur Erforschung der genealog. Grundlage des Crustaceen-Systems. Mit 19 Taf. Wien 1876.

— Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Dekapoden, in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 5. 1884. Mit 9. Taf.

— Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, ibid. Bd. 6. 1886. Mit 7 Taf.

Gerstaecker, A., Arthropoda in: Bronn's Klassen und Ordn. d. Thierreichs. *Schizopoda* p. 602—686. 1889.

Kroyer, Henrik., Et Bidrag til Kundskab om Krebsdyrfamilien *Mysidae* in: Naturhist. Tidsskrift, Tred. Raekke. Bd. I. 1861. Taf. I u. II.

Ortmann, A., Decapoden und Schizopoden der Plankton-Expedition. Kiel u. Leipzig. 1893. Mit 7 Taf., 3 Karten.

— The Pelagic Schizopoda. Reports Dredging Operations „Albatross" in: Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge. 1894. Vol. XXV Nr. 8, p. 99—110.

Sars, G. O., Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège I. Mit 10 Taf. Christiania. 1867.

— Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. I Monographi over de ved Norges Kyster forekommende Mysider. Christiania. 1870—1879.
1. Heft 1870 m. 5 Taf., 2. Heft 1872 m. 3 Taf., 3. Heft 1879 m. 34. Taf.

— Nye Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. I. Middelhavets Mysider in: Arch. f. Mathem. og. Naturvidenskab 1876. Mit 36 Taf.

— Report on the Schizopoda. The Voyage of H. M. S. Challenger. Zool. Vol. XIII. 1885. Mit 38 Taf.

Wrzesniowski, A., Vorläufige Mittheilungen über einige Amphipoden, in: Zool. Anzeiger, 2. Jahrg. 1879. Ueber den Darmkanal und seine Anhänge, p. 511—515.

Sechstes Kapitel.

Leuchtorgane und Facettenaugen.

Ein Beitrag zur Theorie des Sehens
in
grossen Meerestiefen.

Inhaltsverzeichniss.

VI. Kapitel.

Leuchtorgane und Facettenaugen.

Einleitung.

Wenn ich in den hier niedergelegten Studien es unternehme, die Leuchtorgane der Euphausien und die Facettenaugen der an den Aufenthalt in unbelichteten Regionen angewiesenen Tiefseecrustaceen — mögen sie als pelagische Organismen die gewaltigen Wassermassen zwischen Oberfläche und Meeresboden bevölkern oder mögen sie als Grundbewohner auf dem Boden ihr Dasein fristen — zu schildern, so bin ich mir wohl bewusst, dass eine umfassende Darstellung die Kräfte des Einzelnen nahezu überbieten würde. Wer es unternimmt, den wunderbar verwickelten Bau des feinsten aller Sinnesorgane zu ergründen, wird zudem vor eine Reihe von Fragen histologischer Natur gestellt, die sich nur mit den Hilfsmitteln moderner Technik in der vorbereitenden Conservirung lösen lassen. Leicht gibt es sich dann, dass bei der Schilderung die allgemeinen Gesichtspunkte weniger scharf hervortreten oder von dem histologischen Beiwerk erdrückt werden. In letzterer Hinsicht wird mir die Aufgabe freilich dadurch etwas erleichtert, dass die Art der Materialgewinnung meist ein Eingehen in die Details verbietet. Wer aus eigener Erfahrung nicht weiss, mit welchen Mühseligkeiten das Erbeuten und Conservieren von Tiefseeorganismen verknüpft ist und daher erwartet, dass ich über den feineren Verlauf und über die Endigungsweise der Sinnesnerven, über Kernstruktur und Zellplasma Aufschluss gebe, der mag die folgenden Zeilen ungelesen bei Seite legen. Für diejenigen Zoologen, welche dem Beobachter erst dann den Befähigungsnachweis ausstellen, wenn er über karyokinetische Figuren, Nervennetze und Granula sich ausgelassen hat, sind diese Mittheilungen nicht bestimmt.

Wer indessen ein Interesse daran hat, zu erfahren, wie die äusseren Existenzbedingungen modificirend auf den Bau des Facettenauges einwirkten, wie die vollkommensten aller Dunkelaugen in Form und der ihr parallel gehenden Leistung gebaut sind, wird vielleicht in den nachfolgenden Studien ein Körnchen Wahrheit entdecken, das ihn zum Nachdenken, zum Widerspruch gegen die aus dem vorliegenden Befund abgeleiteten Schlüsse und zum eigenen Studium anregt.

Bei Gelegenheit der Erörterung der Frage, in welchem Verhältnis die Ausbildung der Augen bei den Schizopoden zu ihrem Tiefenvorkommen stehe, gelangt Gerstaecker (1889 p. 682) zu dem Schlusse, dass „die viel gepriesene Anpassungstheorie" nicht zu ihrem Rechte bestehe. Ich bin entgegengesetzter Meinung und will mich bemühen, in möglichst knapper Form darzuthun, dass an wenigen Organen der umformende Einfluss äusserer Existenzbedingungen so klar erkannt werden kann, wie an den Facettenaugen der Tiefseecrustaceen. Ich werde den Nachweis führen, dass die Augen der Oberflächenformen wesentlich abweichend gestaltet sind von jenen der räuberisch lebenden pelagischen Tiefenformen und dass endlich die Augen der Grundbewohner, so weit sie nicht verkümmerten, wiederum eigenartige Strukturverhältnisse aufweisen, durch welche sie sich

von den beiden ersteren unterscheiden. So verschiedenartig indessen in ihren extremen Ausbildungsformen die Sehorgane gestaltet sind, so hoffe ich doch, darthun zu können, dass die Anpassung an den ständigen Aufenthalt in der Tiefe ganz allmählich erfolgte und dass die ersten Ansätze zu den Umbildungen bei manchen Arten gewissermassen in statu nascendi fixirt vorliegen. Von dem Auge der *Euphausia* bis zu dem mächtigen Auge von *Stylocheiron*, von jenem der Gattung *Mysis* bis zu dem monströsen der *Arachnomysis* ist ein weiter Schritt und doch gelingt es zwischen diesen Extremen die verbindenden Mittelglieder in aller nur wünschenswerthen Vollständigkeit aufzufinden. Es ist freilich nur ein Indicienbeweis, der hier geführt werden kann, aber wenn die Indicien sich so erdrückend häufen, wenn sie zudem in den allgemeinen Rahmen von Umbildungen, die durch die Anpassung an den Tiefenaufenthalt bedingt wurden, als integrirende Glieder der Kette sich einfügen, so glaube ich, dass nicht nur das subjektive Ermessen des Beobachters in den Schlussfolgerungen seinen Ausdruck findet.

Als einen günstigen Umstand muss ich es betrachten, dass mir gerade von jener Crustaceengruppe, welche für die Erkenntnis der an dem Auge auftretenden Umbildungen besonders lehrreich ist, nämlich von den Schizopoden, zahlreiche, wohlerhaltene Exemplare vorliegen. Ich conservirte dieselben theils mit Chromosmiumsäure, theils mit Sublimat oder Alkohol und fand in vielen Fällen die feinere Struktur der Leuchtorgane und Facettenaugen gut erhalten. Ich suchte dann weiter zu greifen und die Sergestiden in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, überzeugte mich indessen bald, dass zu einem abschliessenden Urtheil das Studium der Facettenaugen von über oder direkt auf dem Meeresgrunde lebenden Tiefseekrustern unerlässlich sei.

Ich bin daher dem Fürsten Albert von Monaco und Professor Alexander Agassiz zu lebhaftem Dank verpflichtet, dass sie mir auf meine Bitte hin ein reichhaltiges und kostbares Material mediterraner und pacifischer Tiefseecrustaceen zur Verfügung stellten. Da ich die auf die Augen der genannten Tiefseeformen bezüglichen Resultate in den Reisewerken der beiden Expeditionen publiciren werde, so flechte ich in die nachfolgenden Betrachtungen nur die allgemeinen Ergebnisse ein.

Meine Studien basiren auf den grundlegenden Untersuchungen von H. Grenacher und S. Exner, denen ich eine Fülle von Belehrung und Anregung verdanke. Sind es in Grenacher's Werk mehr die morphologischen Gesichtspunkte, welche in den Vordergrund treten und von seinen zahlreichen Nachfolgern oft ausschliesslich berücksichtigt werden, so bringen die meisterhaften Studien von Exner unsere Anschauungen über die Physiologie der facettirten Augen zu einem gewissen Abschluss. Beide Forscher sind indessen nicht einseitig vorgegangen: der eine sucht die Müller'sche Theorie des musivischen Sehens durch den morphologischen Befund zu stützen, der andere erweitert durch das Experiment die Anschauungen Müller's und versäumt nicht, die Theorie durch das morphologische Verhalten zu illustriren.

Exner ist es nicht vergönnt gewesen, die Augen der Tiefseecrustaceen in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, und so mögen denn meine Untersuchungen nicht nur eine Lücke in den bisherigen Kenntnissen über die Morphologie des Facettenauges ausfüllen, sondern auch an der Hand der von Exner ermittelten Thatsachen den Einfluss des Lebens in der Dunkelheit auf Umformung der Sehorgane illustriren. Es ist klar, dass die Darstellung anders ausgefallen wäre, wenn der Physiologe sie gegeben hätte: er würde sicherlich auf eine Reihe von Erscheinungen hingewiesen und sie erklärt haben, welche von jenem weniger beachtet werden, der auf einem ihm ferner liegenden Gebiete sich zu orientiren versucht. Immerhin wird mir die Deutung manchen

Befundes dadurch wesentlich erleichtert, dass die Beobachtungen von einer Crustaceengruppe ausgehen, welche von der Oberfläche an durch die tieferen Wasserschichten bis zum Meeresgrunde verbreitet ist. Schrittweise lassen sich die Umbildungen verfolgen und erklären, denen das Schizopodenauge unterworfen wird, wenn es der intensiven Belichtung sich entzieht und entweder nur zur Wahrnehmung schwachen Dämmerlichtes sich einrichtet oder in absoluter Finsterniss hie und da von einem phosphorescirenden Scheine betroffen wird.

I. Die Leuchtorgane der Euphausiden.

a. *Historischer Ueberblick.*

„Leuchtkrebse“ werden die Euphausiden mit um so grösserem Rechte benannt, als unter den übrigen Malakostraken bisher nur wenige Vertreter bekannt wurden, welche ein phosphorescirendes Licht ausstrahlen. Es sind nunmehr 65 Jahre her, dass der Entdecker der Cirripedienmetamorphose, nämlich John Vaughan Thompson, auf die prächtige Phosphorescenz der Euphausien aufmerksam wurde und sie mit beredten Worten im dritten Kapitel seiner Zoological researches (1828—1830) schilderte. Speziell von seiner *Nocticula Banksii,* welche offenbar zu der Gattung *Thysanopoda* M. Edw. gehört, berichtet er: The motions of this animal were observed to be lively and it gave out brilliant scintillations in the dark when disturbed (p. 55, Taf. V, Fig. 1). Thompson weist übrigens darauf hin, dass offenbar schon im verflossenen Jahrhundert das Leuchtvermögen der Euphausien durch Sir Joseph Banks bei Gelegenheit seiner Weltumsegelung mit Solander 1766—69 beobachtet wurde. Da mir zwar die Beschreibung dieser Reise durch L. A Bougainville (Paris 1771), nicht aber der wissenschaftliche Bericht (Supplément, ou journal d'un voyage autour du monde par MM. Banks et Solander, trad. de l'Angl. par De Fréville, Paris 1772) zur Verfügung steht, so gebe ich die Diagnose des *Astacus (Cancer) fulgens*, wie sie Fabricius in seinem Systema Entomologiae (Leipzig 1775, p. 415, 6) entwirft:

Astacus fulgens; antennis posticis bifidis, rostro brevissimo, subulato, pedibus simplicibus. Habitat in Oceano Brasiliam alluente, noctu fulgens.

Mus. Banks.

Corpus parvum, albidum, subdiaphanum. Thorax oblongus, subcylindricus, postice truncatus, antice terminatum in rostrum breve, subulatum, integrum. Pedes omnes simplices, octo parium. Cauda foliis quinque.

Wie aus dieser Charakteristik hervorgeht, so bezieht sich die Schilderung offenbar auf eine Euphausie, und die Kopie, welche T. Macartney vom *Cancer fulgens* gibt (Observations upon Luminous Animals in: Philosoph. Transactions Roy. Soc. 1810, p. 262, Taf. 14 Fig. 1 und 2) lässt keinen Zweifel, dass ein Vertreter der Gattung *Euphausia* oder *Nyctiphanes* vorliegt. Wir sind demnach wohl im Rechte, wenn wir Sir R. Banks als Entdecker des Leuchtvermögens bei Schizopoden hinstellen.

Es ist merkwürdig, dass mit Ausnahme von Dana (1852) eine lange Reihe von Jahren hindurch kein Beobachter mehr des Leuchtvermögens der Euphausien Erwähnung thut, bis die Naturforscher der Challenger-Expedition wieder auf dasselbe aufmerksam wurden und es auf

eigenartige Organe bezogen, welche freilich in der Zwischenzeit der Aufmerksamkeit mehrerer Beobachter nicht entgangen waren. Da wir heutzutage mit Sicherheit wissen, dass die in sehr verschiedenem Sinn beurtheilten Gebilde thatsächlich die das Licht entsendenden „Leuchtorgane" repräsentiren, so mag hier kurz der früheren Angaben über dieselben gedacht werden.

Dana schuf mit Rücksicht auf das brillante Leuchtvermögen den Gattungsnamen *Euphausia* und erwähnt von ihr, dass sie eigenthümliche, roth pigmentirte Organe besitze. „The species sometimes have a minute red globule near the base of four of the abdominal legs either side, and also two other pairs in the cephalothorax near base of second and sixth pairs of legs. They appear glassy under a lens, as if an eye; but we have been unable to assure ourselves of the true nature of the organ." (1852 part I, p. 640, Taf. 42 Fig. 4 a.) Wie aus dieser Darstellung ersichtlich ist, so taucht bei dem Entdecker der Leuchtorgane zum ersten Male die allerdings mit Reserve geäusserte Vermuthung auf, dass es sich um accessorische Augen handeln möge. Ihre Vertheilung schildert er am eingehendsten und durchaus zutreffend bei *Euph. splendens* (l. c. p. 644), indem er hervorhebt, dass ausser den vier unpaaren, zwischen den vier ersten Pleopodenpaaren gelegenen abdominalen Organen noch zwei paarige thorakale Organe an der Basis des zweiten und sechsten Fusspaares auftreten. Zudem betont er noch ausdrücklich, dass ein rother Pigmentfleck hinter der Retina in die Augenstiele eingebettet ist. Wir wissen jetzt, dass an dieser Stelle die abweichend gestalteten Augenorgane gelegen sind. Dass Dana übrigens das Leuchtvermögen der Euphausien bekannt war, geht aus der Beschreibung von *Eu. splendens* klar hervor. „Several individuals were observed to emit light, and it was seen to come from the anterior part of the cephalothorax. The light was intense and had a greenish tinge."

Ich habe der Angaben von Dana deshalb ausführlicher Erwähnung gethan, weil sie die ersten sind, welche von bemerkenswerthen und nur den Euphausien zukommenden Organen berichten. Kroyer beobachtete sie bei *Thysanopoda inermis* (1859 p. 294—295, Taf. V Fig. 24) und hielt sie für Gehörorgane, während Semper (1862 p. 107) ohne Kenntniss von Dana's Fund sie gleichfalls bei *Thysanopoda* studirte und als „einfache Augen, welche alle wesentlichen Merkmale eines solchen Organes zeigen, Glaskörper, Linse, Pigmenthaut und Nerv" deutete. Er hebt weiterhin hervor, dass die abdominalen Organe beweglich sind.

Die eingehendste und von späteren Beobachtern nur wenig erweiterte Schilderung der in Rede stehenden Organe gab Claus (1863 p. 446—447). Er schliesst sich der Auffassung von Semper an, indem er sie als Augen deutet, an denen er in Ergänzung der Semper'schen Beobachtungen nicht nur einen becherförmigen Bulbus (den Reflektor), sondern vor allem auf ein centrales „Stäbchenbündel" aufmerksam macht, in welchem er die percipirenden Elemente vermuthet.

Der Auffassung, dass es sich um Augen handle, schliesst sich übrigens auch M. Sars (1863 p. 5 und 8—10) an, welcher kurz und zutreffend die Zahl und Lage der Organe bei *Thysanopoda norvegica* charakterisirt.[1])

Einen wesentlichen Fortschritt in der Erkenntniss des physiologischen Werthes dieser Sinnesorgane bedeutet die Entdeckung von J. Murray und G. O. Sars, dass die vermeintlichen

---

[1]) „Organa in ventre existunt octo sensitiva (haud dubie oculi simplices) sphaerica, cornea transparente semiglobosa, ceterum laete purpureo pigmentata, intus lente discreta crystallina lenticulari. Haec organa in primo articulo pedum thoracicorum secundi septimique paris et in medio ventre inter pedes abdominales quattuor anteriorum parium immersa sunt."

Augen es sind, von denen die prächtige Phosphorescenz der Euphausien ausgeht. Murray berichtet in dem „Narrative of the Cruise of the Challenger" (Vol. I p. 743), dass die Phosphorescenz der Euphausien häufig während der Expedition beobachtet wurde. Am brillantesten erglühen in bläulich weissem Lichte die in den Augen gelegenen Organe, während die thorakalen und abdominalen blendende Lichtblitze entsenden, um dann mit schwachem Lichte weiter zu phosphoresciren. Das Leuchten wird nicht nur auf äussere Reize hin beobachtet, sondern steht offenbar auch unter dem Einfluss des Willens des Thieres, dessen Lichtblitze übrigens nach und nach schwächer werden.

Aehnlich lauten die Angaben von G. O. Sars (1885 p. 70—72). Er schildert zunächst den Bau der thorakalen und abdominalen Organe ziemlich in Einklang mit der Darstellung von Claus, macht aber darauf aufmerksam, dass ein von dem letzteren Forscher bei Larven im Auge beobachtetes Stäbchenbündel einem eigenartig gestalteten Leuchtorgane angehört, welches durch den Mangel einer Linse von den übrigen sich unterscheidet. Dana hatte bereits den rothen Pigmentmantel desselben wahrgenommen und Murray erkannte zuerst, dass es thatsächlich leuchtet. Als Sitz des Lichteffektes betrachtet Sars das bei allen Leuchtorganen im Centrum gelegene Stäbchenbündel. Wenn er Leuchtorgane zerdrückte und das Bündel isolirte, so strahlte es noch eine Zeit lang ein intensives Licht aus. Den vom Pigmentmantel umgebenen Hohlspiegel fasst Sars als einen Reflektor auf, während die Linse als Condensor wirkt. Schliesslich erörtert Sars nochmals eingehend die Gründe, welche ihn bestimmen, die in Rede stehenden Organe nicht als „accessorische Augen", sondern als Leuchtorgane *sui generis* aufzufassen.

Begreiflich, dass in der trefflichen Bearbeitung der vom „Challenger" erbeuteten Schizopoden G. O. Sars auch zahlreiche neue Angaben über die Gruppirung der Leuchtorgane macht. Wir entnehmen denselben, dass die schon von Dana bei *Euphausia* richtig erkannte Anordnung auch den Gattungen *Thysanopoda* M. Edw. (für welche sie bereits Kroyer zutreffend darstellte), *Nyctiphanes* M. Edw., *Thysanoëssa* Brandt und *Nematoscelis* Sars zukommt. Bei ihnen allen sind also ausser den beiden der Linsen entbehrenden Augenorganen noch zwei Paare thorakaler Linsenorgane ausgebildet, welche an der Basis des zweiten und vorletzten (siebenten) Brustfusspaares gelegen sind. Zu diesen gesellen sich noch vier unpaare abdominale Linsenorgane zwischen den vier ersten Pleopodenpaaren. Die Gattung *Stylocheiron* weicht nun insofern von den vorher erwähnten ab, als nur ein thorakales Paar und nur ein unpaares Organ (auf der Ventralfläche des ersten Abdominalsegmentes) auftreten. Von besonderem Interesse ist endlich die von G. O. Sars erwähnte Thatsache, dass der blinden Gattung *Bentheuphausia* Sars auch die Leuchtorgane fehlen. Willemoes-Suhm glaubte allerdings nach den Angaben von G. O. Sars (1885 p. 114) an der Basis sämtlicher Brustfusspaare „Nebenaugen" gesehen zu haben, doch vermochte sie Sars an den conservirten Exemplaren nicht aufzufinden.

Weiterhin berichtet Sars noch von einer zweiten Beobachtung desselben Forschers (1885 p. 24). Willemoes-Suhm wurde nämlich bei der Tiefseegattung *Gnathophausia* auf eine zitzenförmige Erhebung an der Basis der zweiten Maxille aufmerksam, die an lebenden Exemplaren lebhaft gefärbt ist und als eine Art von Nebenauge gedeutet wurde. Da Sars indessen an conservirten Exemplaren keine lichtbrechenden Elemente wahrnehmen konnte, so ist er geneigt, die Papille als ein Leuchtorgan zu deuten.

Im Hinblick auf die positiven Angaben von Murray und G. O. Sars muss es auffallen, dass ein neuerer Beobachter, welcher mit den Mitteln moderner Technik die Leuchtorgane unter-

suchte, nämlich Patten, in einer phantasievollen Publikation (1886) wieder zu der älteren Auffassung zurückkehrt. Nach Patten (1886 p. 687) handelt es sich um echte Augen, welche die von Aussen eingedrungenen Lichtstrahlen auf einem Tapetum, wie es vielfach für die sogenannten leuchtenden Augen von Dunkelthieren charakteristisch ist, reflektiren. Indessen bestätigen in einem Zusatz zu der genannten Publikation Mayer und Giesbrecht die Angaben von Murray und Sars. Ich selbst hatte öfter auf nächtlichen Excursionen Gelegenheit, mich von der brillanten Phosphorescenz der Euphausiden zu überzeugen und vermochte schon an der Zahl der bei dem Conserviren intensiv glühenden Punkte zu beurtheilen, ob ich Vertreter der Gattung *Stylocheiron* oder der übrigen Euphausien erbeutet hatte.

Erst nachdem ich meinen Bericht über Leuchtorgane und Facettenaugen (1893) niedergeschrieben hatte, wurde ich mit der eingehenden und neuesten Publikation über die Leuchtorgane der *Nyctiphanes norvegica* von R. Vallentin und J. T. Cunningham (1888) vertraut. Von Interesse sind vor Allem die eingehenden Studien über das Verhalten der Leuchtorgane am lebenden Thiere, aus denen hervorgeht, dass der Reflektor stark grünlich-rosa fluorescirt. Die Verfasser nehmen geradezu (im Gegensatze zu G. O. Sars) den Reflektor als Sitz und Quelle der Lichtentwicklung in Anspruch. Indessen haben mich ihre Ausführungen nicht überzeugt, dass jenes blitzartige Aufleuchten, wie es gerade die für das Experiment verwertheten Linsenorgane auszeichnet, vom Reflektor ausgeht. Sie geben denn auch am Schlusse ihrer Darlegung zu, dass der helle Schein, welchen der Reflektor zerquetschter Organe ausstrahlt, verschieden ist von den Lichtblitzen, die das lebende Thier aus seinen Organen entsendet. Die Bedeutung des Streifenkörpers wäre uns thatsächlich räthselhaft, wenn er nicht den Sitz der intensiven Lichtentwicklung darstellte.

Was den morphologischen Theil ihrer Mittheilungen anbelangt, so glaube ich einen detaillirteren Einblick gewonnen zu haben. Da ich ihrer Angaben gelegentlich der nachfolgenden Schilderung noch gedenken werde, so erwähne ich nur, dass die Darstellung der Augenorgane sehr lückenhaft ist, während sie die thorakalen und abdominalen Organe zutreffender als Patten schildern.

b. *Die Leuchtorgane der Stielaugen.*

Indem ich versuche, eine Skizze vom feineren Bau der Leuchtorgane zu geben, so beginne ich meine Darstellung mit den etwas einfacher gestalteten Organen der Stielaugen. (Taf. XVII Fig. 1 und 5, Taf. XVIII Fig. 1, Taf. XIX Fig. 1 und 2. ph.)

Sie liegen als relativ ansehnliche konische Gebilde an der hinteren Aussenfläche des Facettenauges (als Aussenfläche bezeichne ich die der Medianebene abgewendete, als Innenfläche die ihr zugekehrte Augenpartie) zwischen Augenstiel und der die äussersten Facetten abgrenzenden Pigmentschichte (Taf. XVII Fig. 2 rfl.). Die Hauptachse des kegelförmigen Leuchtorganes steht bei *Euphausia* annähernd senkrecht zur Längsachse des Körpers, während sie bei den übrigen Gattungen gegen dieselbe in einem spitzen Winkel (oft bis zu 45°) geneigt ist. Am grössten finde ich das Organ bei *Stylocheiron chelifer*, wo es eine Länge von 0,4 mm bei einem Querschnitt von 0,2 mm erreicht. Nahezu dieselben Dimensionen besitzt es bei *Euphausia pellucida*, während kleinere Arten, so z. B. *Nematoscelis rostrata*, auch entsprechend kleinere Organe (von 0,2 mm Länge und 1,2 mm Breite) aufweisen.

Die dem viertheiligen Ganglion opticum zugekehrte und abgerundete Innenfläche des Organs wird von einem mächtigen, parabolisch gekrümmten Reflektor (rfl.) eingenommen. Er setzt sich aus zwei getrennten Schalenhälften zusammen, welche nach dem Rande zu continuirlich dünner werden. Am Pole weichen die Schalenhälften, deren Trennungslinie bei der Aufsicht als feiner Spalt erscheint (Taf. XVII Fig. 2 ph.) etwas auseinander und lassen eine Oeffnung frei, durch welche der Leuchtnerv (n.) eintritt.

Der Reflektor besteht aus zahlreichen concentrisch geschichteten Lamellen, welche nach Behandlung mit Reagentien sich etwas auffasern. Zellige Elemente sind zwischen diese bei dem Abblenden des Lichtes schwach irisirenden Lamellen nicht eingebettet und die concentrische Streifung, wie sie auf Schnitten hervortritt, ist nur ein Ausdruck für die Thatsache, dass der Reflektor offenbar von den unterliegenden grossen Zellen successive ausgeschieden wird.

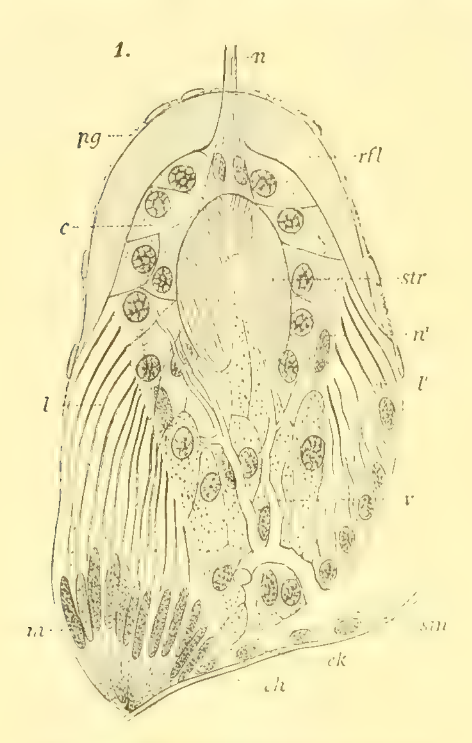


Fig. 1. Augenorgan von *Nematoscelis rostrata*. *c.* Zellkörper. *ch.* Chitinskelett. *ek.* Matrix des Chitins. *l.* Der facettirten Augenregion anliegendes Lamellensystem. *l'.* Gegenüberliegendes Lamellensystem. *m.* Matrixzellen der Lamellen mit ihren langen Kernen. *n.* Leuchtnerv. *n'.* Nerven? *pg.* Rother Pigmentmantel. *rfl* Reflektor. *sin.* Blutsinus. *str.* Streifenkörper. *v.* Capillargefässe.

Wohl aber treten grosse Zellen deutlich zwischen einem System von Lamellen auf, welche in concentrischer Schichtung die distale Wandung des Leuchtorganes herstellen. Ich finde das Lamellensystem bei *Stylocheiron* und *Nematoscelis* an der den Facetten zugekehrten Hälfte (l) mächtiger entwickelt, als an der gegenüberliegenden (l'), während es bei *Euphausia* ziemlich gleichmässig und relativ schwach ausgebildet ist (Taf. XVI Fig. 1, Taf. XVII Fig. 1). Die einzelnen Lamellen stellen lange und schmale Bänder einer homogenen Substanz dar, welche ziemlich intensiv mit Farbstoffen (Carmin) sich imprägnirt. Bei *Stylocheiron mastigophorum* sind sie schmal (durchschnittlich 0,02 mm breit), bedeutend breiter hingegen bei *Euphausia* (0,06 mm). Zwischen ihnen lassen sich sehr deutlich die meist lang oval ausgezogenen Kerne der Bildungszellen (m.) nachweisen.

Als äusserste Schichte des Leuchtorganes ist auf dem Reflektor ein zinnoberrother Pigmentmantel (pg.) entwickelt (Taf. XII Fig. 14.) Bei jüngeren Larven fand ich ihn gelegentlich nur als einen relativ schmalen Ring ausgebildet (ibid. Fig. 13). Das Pigment ist ungemein empfindlich, blasst bei lebend beobachteten Thieren ab, sobald sie ermatten, und blieb bei keinem der angewendeten Conservirungsmittel erhalten. Wohl aber lassen sich deutlich die feinkörnigen polyedrischen Pigmentzellen mit ihren rundlichen Kernen nach der Conservirung nachweisen.

Den vom Reflektor und den bandförmigen Lamellen abgegrenzten Innenraum erfüllen zahlreiche von einander deutlich sich abgrenzende Zellen mit kugligen Kernen (c.). Durch Druck platten sie sich polyedrisch ab, was indessen nicht ausschliesst, dass sie hie und da mit unregelmässigen Fortsätzen zwischen ähnlich gestaltete Nachbarzellen eingreifen. Gegen die Mündung des Organes (der Aussenfläche des Augenbulbus zugekehrt) nehmen die Zellen meist kolbige oder wurstförmig gestreckte Formen an (Taf. XIX Fig. 2 ph.). Da offenbar hier der Druck sich

weniger geltend macht, so kann die gegenseitige Berührung unterbleiben und der Querschnitt der Zellen kreisförmig gestaltet sein. So fand ich es z. B. auf Querschnitten durch die Mündung eines Leuchtorganes von *Stylocheiron mastigophorum*, wo etwa 12 kolbig gestaltete Zellen getroffen wurden. Einen runden Querschnitt weisen auch häufig die gleich zu erwähnenden centralen Zellen auf, welche die relativ ansehnliche Höhlung des Streifenkörpers von *Euphausia pellucida* ausfüllen (Taf. XVI Fig. 1 und 2 c'). Die Zellen sind von einem sehr feinkörnigen Plasma erfüllt; nur die der Mündung zugewendeten gestreckten Zellen (welche übrigens alle Uebergänge zu den polyedrischen aufweisen) zeigen ab und zu eine mehr grobkörnige Beschaffenheit. Die Kerne sind kuglig, in den Mündungszellen bisweilen oval und lassen nach Sublimatbehandlung häufig ein intensiv sich färbendes Chromatinnetz erkennen (Taf. XVIII Fig. 1 ph.). Relativ am kleinsten sind sie bei *Euphausia pellucida*, wo sie durchschnittlich kaum über 0,01 mm Grösse erreichen; bei *Nematoscelis mantis* messen sie 0,015 mm, bei *Stylocheiron chelifer*, wo ich sie am grössten fand, 0,03 mm.

Was die Funktion der in Rede stehenden Zellen anbelangt, so scheint sie mir wesentlich darin gelegen zu sein, dass sie den Reflektor und den Streifenkörper abscheiden. Da der erstere aus concentrisch geschichteten Lamellen sich aufbaut, zwischen denen keinerlei zellige Elemente auftreten, so dürfte die Annahme sehr nahe liegen, dass die polyedrischen Füllzellen successive die Lamellen bilden. Schwer verständlich ist freilich die Bildung des centralen Streifenkörpers. Da einerseits die Füllzellen durch eine sehr zarte Membran von ihm sich abheben und da sie andererseits bei kleineren Arten zwischen Streifenkörper und Reflektor nur in einschichtiger Lage auftreten, so ist kaum zu vermuthen, dass dieselben Zellen an dem einen Ende anders geartete Substanzen secerniren, denn an dem anderen. Wo freilich, wie bei *Euphausia pellucida*, die Zellen in mehrschichtiger Lage ausgebildet sind (Taf. XVI Fig. 1), können die peripheren als Bildnerinnen des Reflektors, die centralen als solche des Streifenkörpers aufgefasst werden. Aber auch in jenen Fällen, wo zwischen beiden Cuticularbildungen nur eine einschichtige Lage von Zellen auftritt, bleibt immerhin noch das distale, zwischen Streifenkörper und dem peripheren Mantel von Lamellen gelegene Zellpolster übrig, welches lediglich an den Streifenkörper anstossend, als Bildungsherd für denselben in Anspruch genommen werden kann.

Jedenfalls gibt der mehrfach erwähnte Streifenkörper einen wesentlichen und charakteristischen Bestandtheil der Leuchtorgane ab. Die früheren Beobachter bezeichneten ihn als „Stäbchenbündel" (*fibrous fascicle* G. O. Sars, *fibrillar mass* Vallentin und Cunningham). Wenn ich diese Bezeichnung nicht anwende, so geschieht es mit Rücksicht darauf, dass die feinere Struktur des in Rede stehenden Gebildes bisher unbekannt blieb und nur unzulänglich mit dem Namen „Stäbchenbündel" charakterisirt wird. Der nach den Angaben von G. O. Sars die intensiven Lichtblitze entsendende Körper bildet ein konisches Organ, welches bei *Euphausia* am mächtigsten entwickelt ist und eine Länge von 0,23 mm bei einer grössten Breite von 0,15 mm aufweist (Taf. XVII Fig. 1). Nur halb so gross wird es bei *Stylocheiron chelifer* und *Nematoscelis mantis*, während es bei kleineren Arten *(N. rostrata)* etwa ein Drittel der oben erwähnten Dimensionen erreicht. Querschnitte durch den Streifenkörper, wie ich sie auf Taf. XVI Fig. 1—3 zur Darstellung bringe, lassen erkennen, dass er sich aus einem ungemein reizvollen System radiär ausstrahlender Lamellen aufbaut. Sie stossen im Centrum nicht zusammen, sondern lassen einen bei *Euphausia pellucida* besonders weiten Raum frei, in welchen die oben erwähnten cylindrischen Zellen in der Zahl von 5—6 vordringen. Ihre Kerne fand ich indessen stets ausserhalb des

Streifenkörpers gelegen. Die Lamellen gabeln sich hie und da dichotom und nehmen bisweilen kürzere periphere Lamellen zwischen sich. Die beigegebenen Abbildungen werden besser, als eine längere Beschreibung diese überraschend feine Bildung illustriren. Auf dem Längsschnitte stellen die seitlichen Lamellen langgezogene feinstreifige Coulissen dar, während die auf der Kuppe entwickelten kürzer sind und ein gegen die Hauptachse convergirendes Streifensystem erkennen lassen (Holzschnitt 1 p. 200). Die Streifen sind der Ausdruck von Kerben, welche oft so tief einschneiden, dass die ganze Lamelle in hintereinander gereihte Stäbe zerfällt. Einzelne isolirte Stäbchen trifft man denn auch gelegentlich am centralen Ende der Lamellen an. Der Streifenkörper verhält sich gegen Reagentien ziemlich indifferent und tingirt sich nur sehr schwach mit Farbstoffen. Er scheint unter allen Componenten des Leuchtorganes zuerst seine definitive Ausbildung zu erhalten und imponirt daher in den Augen der Larven (Taf. XII Fig. 13) durch seine relativ ansehnliche Grösse.

Am Pole des Reflektors findet sich eine trichterförmige Oeffnung, durch welche der Leuchtnerv (n.) eintritt. Claus hat diese bereits bemerkt (1863 p. 451), indem er hervorhebt, dass das von ihm constatirte Stäbchenbündel „in orangegelbem Pigment von einem Rahmen umgeben liegt, dessen Spitze wahrscheinlich zum Eintritt der Blutflüssigkeit durchbrochen ist“. Dass es sich indessen nicht um Blutgefässe, sondern um einen Nerven handelt, ergibt nicht nur das histologische Verhalten, sondern auch sein Ursprung aus einem oberhalb des Leuchtorganes gelegenen Haufen von Ganglienzellen (Taf. XVII Fig. 1 n.). Der Nerv verstreicht geraden Weges bis zum Pole des Streifenkörpers, wo ihm meist zwei ovale Nervenkerne anliegen. Bei *Stylocheiron* und *Nematoscelis* gabelt er sich in der Nähe des Streifenkörpers, entzieht sich aber bei dem Eintritt zwischen die Lamellen dem Auge. Ich bedaure, dass ich über die feinere Verzweigung keinen Aufschluss zu geben vermag und glaube auch meiner Ueberzeugung Ausdruck geben zu können, dass über eine solche erst durch Anwendung der modernen Tinktionsmittel (Methylenblau, Golgi'sches Gemisch) ein sicherer Entscheid zu fällen sein wird. Bei meinen vergeblichen Bemühungen, an den vorliegenden Präparaten einen Einblick in die feineren Nervenverzweigungen zu erhalten, stiess ich immerhin auf Bilder, welche ich nicht unerwähnt lassen möchte. Auf Längsschnitten durch das mit Chromosmiumsäure behandelte Auge und Leuchtorgan von *Euphausia pellucida* und *Nematoscelis mantis* liessen sich nämlich zahlreiche die polyedrischen Füllzellen durchsetzende Aeste nachweisen, welche ein feinstreifiges Aussehen besitzen und mit ovalen Kernen besetzt sind, die von den runden Kernen der polyedrischen Zellen sich scharf abheben. Ich habe diese Aeste in dem Holzschnitte 1 mit n' bezeichnet und deute sie auch auf Taf. XVIII Fig. 1 an (n'). In meiner früheren Mittheilung (1893 p. 550) nahm ich keinen Anstand, diese Faserstränge als Nervenäste aufzufassen. Wenn ich indessen jetzt nicht mehr mit der früheren Entschiedenheit für eine solche Deutung eintrete, so veranlasst mich hiezu wesentlich der Umstand, dass es nie gelingen wollte, einen deutlichen Zusammenhang zwischen den Fasersträngen und dem Leuchtnerven wahrzunehmen. Die gelegentlich anastomosirenden Stränge convergiren gegen die Mündung des Leuchtorganes und treten oft so nahe an die noch zu schildernden Blutcapillaren heran, dass ich mich der Vermuthung nicht entschlagen kann, sie möchten thatsächlich collabirte Capillargefässe repräsentiren.

G. O. Sars hebt ausdrücklich hervor, dass die Leuchtorgane der Stielaugen im Gegensatz zu jenen des Thorax und Abdomen unbeweglich sind (1885 p. 72). Ich kann seine Angaben nicht bestätigen, da ich an jungen lebenden Exemplaren der *Euphausia gracilis* deutliche Drehungen

der Leuchtorgane wahrnahm. Sie erfolgen derart, dass die Mündung des Organes schräg zur Längsrichtung des Körpers gestellt wird und demgemäss den austretenden Lichtkegel in die Region vor den Mundwerkzeugen fallen lässt. Thatsächlich ist es mir denn auch geglückt, bei der Gattung *Euphausia* mit aller wünschenswerthen Klarheit zahlreiche quergestreifte Muskelfasern nachzuweisen, welche von dem Stielmuskel des Auges sich abzweigend von der hinteren Aussenseite in sich kreuzenden Richtungen an das Leuchtorgan herantreten. Vergebens habe ich sie indessen bei *Nematoscelis* und *Stylocheiron* gesucht: hier scheint thatsächlich die freiere Bewegung des Stielauges einen Compens für die mangelnde Eigenbewegung der Leuchtorgane abzugeben.

Die Drehung der letzteren wird übrigens dadurch erleichtert resp. ermöglicht, dass ein Blutsinus (sin.) allseitig zwischen ihnen und den umgebenden Geweben ausgebildet ist. (Holzschnitt 1, Taf. XIX Fig. 2.) Er zeigt lediglich am Aussenrande des Organes längs der angrenzenden Facetten eine Unterbrechung, weil hier die Matrixzellen (m.) der Lamellen continuirlich in das Ektoderm übergehen.

Von dem die Aussenwandung des Organes begrenzenden Blutsinus (sin.) aus erfolgt bei allen untersuchten Formen eine capillare Gefässverästelung in den inneren Zellkörper. Bei *Euphausia* treten die sich gabelnden Capillaren seitlich ein, während sie bei *Stylocheiron* und *Nematoscelis* in der Hauptachse gegen den Streifenkörper aufsteigen, um in dessen Nähe feinere Aeste zu entsenden, welche sich ziemlich weit gegen den Reflektor zu verfolgen lassen. (Taf. XII Fig. 11, Taf. XIX Fig. 2 v.) Die Zahl der stärkeren Capillaren ist sehr schwankend (3 bis 6); sie münden gegen den Blutsinus zu in weite, unregelmässig verstreichende Gefässlakunen ein. Die für alle Blutgefässe charakteristischen und äusserlich ihnen aufliegenden Kerne sind oval und fein granulirt.

Die hier geschilderten Leuchtorgane der Augenstiele sind in ihrem feineren Bau bis jetzt nahezu unbekannt geblieben. Die knappen Angaben von Claus (1863 p. 451) und von G. O. Sars (1885 p. 72) wurden nur in untergeordneten Punkten durch die Beobachtungen von Vallentin und Cunningham (1888 p. 329) erweitert. Die letztgenannten Forscher haben das Lamellensystem unterhalb des Reflektors übersehen und die Zusammensetzung des letzteren aus zwei Schalenhälften nicht erkannt. Vor Allem ist ihnen ausser der capillaren Gefässversorgung auch die Innervirung entgangen und der feinere Bau des Streifenkörpers verborgen geblieben.

c. *Die thorakalen und abdominalen Leuchtorgane.*

Taf. XVI Fig. 4—7.

Wie in der historischen Einleitung zu diesem Kapitel hervorgehoben wurde, so entdeckte Dana (1852) die thorakalen und abdominalen Leuchtorgane. Er gibt durchaus zutreffend an, dass sie als paarige thorakale Linsenorgane an der Basis des zweiten und siebenten (vorletzten) Brustfusspaares und als vier unpaare Organe auf der medianen Bauchfläche der vier ersten Abdominalsegmente auftreten. Ohne Kenntnis von Dana's Befund wurden sie von Kroyer (1859), Semper (1862) und M. Sars (1863) aufgefunden und in ihrer Vertheilung auf die verschiedenen Regionen des Körpers richtig geschildert. Die Auffassung, dass es sich um eigenartige Sinnesorgane handele, theilten alle früheren Beobachter und nur insofern gingen die Meinungen auseinander, als man sie für Gehörorgane (Kroyer) oder für accessorische Augen erklärte. Die letztere, bereits von Dana vermuthete und von den meisten späteren Beobachtern getheilte Auffassung erhielt namentlich durch die genauen Untersuchungen von Claus (1863) eine gewichtige Stütze, der erst dann der Boden entzogen wurde, als Murray (1885) und G. O. Sars (1885)

den Nachweis führten, dass die in Rede stehenden Gebilde es sind, welche die intensiven Lichtblitze entsenden. G. O. Sars machte weiterhin darauf aufmerksam, dass Leuchtorgane der blinden Gattung *Bentheuphausia* fehlen, während die sonstigen Euphausiden sie in derselben Zahl und Anordnung wie *Thysanopoda* und *Euphausia* aufweisen. (Vergl. Taf. XII Fig. 1 ph. *Nematoscelis mantis.*) Lediglich die in so vieler Hinsicht aberrant gestaltete Gattung *Stylocheiron* macht insofern eine Ausnahme, als ihr nur ein thorakales Paar an der Basis der siebenten Brustfüsse und ein abdominales Leuchtorgan (an Stelle von vieren) am ersten Hinterleibssegment zukommt (Taf. IX Fig. 1 *St. mastigophorum*, Taf. XI Fig. 1 *St. chelifer*).

Von späteren Beobachtern hat Patten (1886) den aussichtslosen Versuch unternommen, sie wiederum als accessorische Augen zu deuten, während Vallentin und Cunningham (1888) sie weit correkter schildern, als der genannte amerikanische Beobachter.

Die an den Seitenwandungen des Thorax und auf der Ventralseite des Abdomens auftretenden Leuchtorgane unterscheiden sich von den Organen der Stielaugen wesentlich in zwiefacher Hinsicht. Einerseits nämlich ist ihnen ein dioptrischer Apparat in Gestalt einer Linse eigen und andererseits haben sie sich völlig von der Matrix des Chitinskelettes losgelöst. Im Allgemeinen sind sie kleiner als die Organe der Augen und nicht konisch, wie die letzteren, sondern kuglig gestaltet. Sie messen bei *Stylocheiron mastigophorum* durchschnittlich 0,08 mm, bei *Euphausia gracilis* 0,1 mm und bei den grösseren *Nematoscelis*-Arten 0,14—0,16 mm. Gewöhnlich sind die an der Basis des vorletzten Fusspaares gelegenen Organe etwas grösser als die übrigen. In den Grundzügen des Baues stimmen die thorakalen Organe mit den abdominalen überein, wie denn auch andererseits wesentliche Verschiedenheiten bei den einzelnen Gattungen nicht zum Ausdruck kommen.

Allseitig von einem Blutsinus (sin.) umgeben, liegen sie in halbkugligen Vortreibungen der Chitinwandung (ek. und ch.). Die abdominalen Organe sind mit der proximalen Hälfte fast völlig in die betreffenden Ganglienknoten eingebettet (Taf. XII Fig. 12). Durchweg können sie von Muskeln gedreht werden und zwar erfolgt bei den abdominalen Organen die Drehung lediglich in der Richtung der Medianebene. Daher kommt es, dass man an conservirten Exemplaren die Mündung der Bauchorgane in den verschiedensten Richtungen bald nach vorn, bald nach unten oder hinten — nie aber nach links oder rechts — gewendet sieht (Taf. XII Fig. 12). Die Organe des siebenten Fusspaares kehren ihre Mündung schräg nach aussen und hinten; sie werden in einer Ebene gedreht, welche einen Winkel von ungefähr 45° mit der Medianebene bildet. Diejenigen des zweiten Fusspaares richten ihre Mündung meist rechtwinklig zur Medianebene nach Aussen und werden ungefähr senkrecht zur Medianebene bewegt.

Der verschiedenen Stellungen und Drehungen der Organe habe ich deshalb ausführlicher gedacht, weil sie, wie späterhin dargelegt werden soll, in Correlation mit der eigenthümlichen Form des Tiefenauges stehen. Freilich darf man die Beziehungen zwischen Leuchtorganen und Facettenaugen sich nicht so vorstellen, als ob die ersteren allein den Grund für die noch zu schildernde Zweitheilung des Facettenauges abgegeben hätten. Denn die Mysideen, welche ja der Leuchtorgane durchaus entbehren, besitzen in ihren pelagischen Tiefenformen genau dieselbe eigenartige Gestaltung des Auges, wie die mit Leuchtorganen ausgestatteten Euphausiden. Immerhin geht aus den obigen Darlegungen hervor, dass die Euphausien bei Nacht und in den dunklen Tiefen mit bemerkenswerther Sicherheit durch die Phosphorescenz der Leuchtorgane über Objekte orientirt werden, welche unterhalb, rückwärts und seitlich von dem Thiere sich befinden. Erwägt

man weiterhin, dass bei energischen Schwimmbewegungen das Abdomen nach abwärts geschlagen wird, so ist es nicht ausgeschlossen, dass Lichtblitze auch die vor dem Thiere befindlichen Regionen erhellen. Hierzu gesellt sich nun noch der von den Organen des Stielauges ausgehende Glanz, welcher nach den übereinstimmenden Angaben nicht nur stetiger ist, als der von den Linsenorganen blitzartig erzeugte, sondern auch bei dem Abtödten zuletzt erlöscht. Die Augenorgane belichten vorzüglich jene Objekte, welche von den Thorakalfüssen als Beute gepackt werden. Wenn wir bedenken, dass bei *Nematoscelis* das zweite, bei *Stylocheiron* das dritte Fusspaar zu mächtigen Raubfüssen mit Stiletten und Scheerenhänden entwickelt ist, so erhellt der Nutzen, welchen die stetige Phosphorescenz der Augenorgane mit sich bringt. Da nun die letzteren durch Muskeln resp. durch die Bewegungen des Stielauges in verschiedene Stellungen gebracht werden, so kann sehr wohl der vom einen Auge ausgehende Lichtkegel durch die unteren und seitlichen Facetten des anderen Auges wahrgenommen werden. Dagegen dürften die centralen, vom parabolischen Reflektor zurückgeworfenen Strahlen wohl kaum von jenem Auge wahrgenommen werden, welchem das betreffende Leuchtorgan zukommt. Es liegt ja nicht mitten in den Facetten des Seitenauges, sondern am Rande derselben, und seine Hauptachse strahlt ebenso wie diejenige der einzelnen Facettenglieder von einem idealen Mittelpunkt aus. Nur diejenigen Strahlen, welche von der den Facettengliedern abgewendeten Seitenwandung des Reflektors zurückgeworfen werden, können von den unteren Facettengliedern desselben Auges percipirt werden.

Völlig ausgeschlossen ist es indessen, dass eine Euphauside mit ihren Leuchtorganen die oberen Regionen erhellt, vorausgesetzt, dass sie nicht in umgekehrter Lage schwimmt. Thatsächlich geben denn auch Vallentin und Cunningham an (1888 p. 332), dass *Nyctiphanes norvegica* mit Vorliebe bei dem Schwimmen die Bauchseite nach oben kehrt. Mag nun eine Euphauside in normaler oder umgekehrter Haltung im Wasser schweben, so geht doch immerhin aus der Anordnung der Leuchtorgane hervor, dass die oberen Facetten des Schizopodenauges keine von dem Individuum selbst erzeugten Strahlen wahrzunehmen vermögen. Gerade diese Partieen des Auges sind es nun, welche bei den pelagischen Tiefenformen von bemerkenswerthen Umbildungen betroffen werden.

Wenn wir in den Leuchtorganen Apparate sehen, welche den Euphausien es ermöglichen, Beutethiere resp. Verfolger wahrzunehmen, so erhält diese Auffassung eine wesentliche Stütze durch die Thatsache, dass der blinden *Bentheuphausia* Leuchtorgane fehlen. Ich kann indessen die Vermuthung nicht unterdrücken, dass Leuchtorgane — und dies gilt für zahlreiche leuchtende Seethiere — auch noch in anderer Hinsicht von Nutzen sind, insofern sie nämlich Beutethiere durch den phosphorescirenden Schein anlocken. Man wäre wohl schwerlich auf die Idee gekommen, Reusen mit elektrischen Glühlämpchen auszustatten und sie, wie dies der Fürst Albert von Monaco zuerst ausführte, in die Tiefe zu versenken, wenn nicht die allgemein bekannte Thatsache, dass Thiere mit Dunkelaugen vom Licht angezogen werden, direkt zu derartigen Versuchen gedrängt hätte. Thatsächlich sammeln sich denn auch um Glühlämpchen die Copepoden und Crustaceenlarven (von denen auch die Euphausien sich vorwiegend nähren) in dichten Schwärmen, wie dies auf der Fahrt der „Princesse Alice" durch den Fürsten von Monaco (1895 p. 4) nachgewiesen wurde.

Was nun den feineren Bau der abdominalen und thorakalen Organe anbelangt, so fällt es nicht schwer, die den Organen der Stielaugen homologen Partieen herauszufinden. Ich fasse mich daher kürzer und bemerke zunächst, dass der Reflektor (rfl.) kuglig gekrümmt ist und

nicht aus zwei Schalenhälften besteht. Auch fehlt ihm am Pol eine Oeffnung für Eintritt des Leuchtnerven. Er besteht aus zahlreichen feinen Lamellen, welche bei Behandlung mit Reagentien, wie dies die Schnitte lehren, sich auffasern.

Er wird völlig umhüllt von der hochrothen Pigmentlage (pg.), welche der Kuppe des Reflektors in dünnerer Schichte, als dem Rande aufliegt. Die polygonalen Pigmentzellen lassen deutlich ihre scheibenförmig abgeplatteten, am Rande des Reflektors kugligen Kerne erkennen.

Als Homologon jenes Lamellensystems, welches ich als seitlichen Mantel der Augenorgane beschrieb, betrachte ich einen die Mündung des Reflektors umkreisenden Ring (a. l.). Er ist bereits von Claus und G. O. Sars beschrieben und auf den Abbildungen angedeutet worden. Er besteht, wie die Schnitte lehren, aus concentrisch geschichteten Lamellen, zwischen deren inneren noch deutlich die Matrixzellen mit ihren Kernen nachweisbar sind. Offenbar findet die Verdickung des Ringes, dessen Bildungszellen von Valentin und Cunningham übersehen wurden, an seiner Innenfläche statt, indem hier neue Lamellen den alten sich zugesellen unter allmählicher Rückbildung der zwischenliegenden secernirenden Zellen.

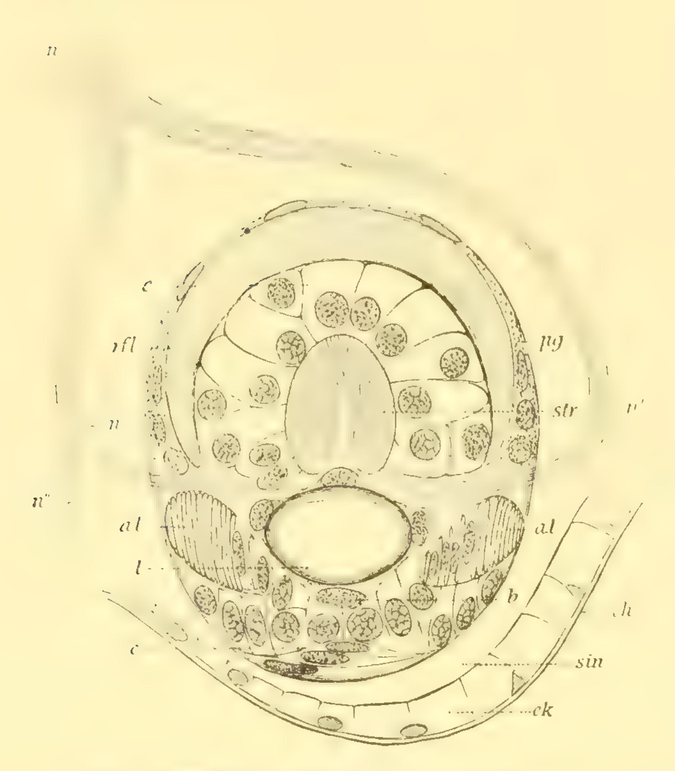


Fig. 2. Thorakales Leuchtorgan von *Nematoscelis mantis*. *a. l.* Lamellenring. *b.* Bildungszellen der Linse. *c.* Zellkörper. *c'.* Abgeplattete Zellen der Aussenfläche. *ch.* Chitinskelett. *ck.* Matrix des Chitins. *l.* Linse. *n.* Leuchtnerv. *n'.* Gabeläste des Leuchtnerven. *n''.* Extremitätennerv. *pg.* Pigment. *rfl.* Reflektor. *sin.* Blutsinus. *str.* Streifenkörper.

Die charakteristische Auszeichnung der thorakalen und abdominalen Leuchtorgane besteht in einer bereits von Dana wahrgenommenen Linse (l.). Sie ist durchaus homogen, bricht sehr stark das Licht und schwebt als Kugellinse (*Euphausia*) oder als Biconvexlinse (*Nematoscelis*, *Stylocheiron*) hinter der Oeffnung des Ringes. Ich finde sie bei conservirten Exemplaren meist etwas geschrumpft und niemals aus einzelnen Lamellen aufgebaut, sondern bald durchaus homogen, bald feinkörnig und unregelmässig vakuolisirt. Sie wird von grossen Zellen (b) ausgeschieden, welche ebenfalls den oben erwähnten Beobachtern entgangen sind. Ihre Kerne sind ziemlich gross und fein granulirt.

Der Zellkörper (c.), welcher den vom Reflektor, Ring und Linse begrenzten Innenraum ausfüllt, besteht aus polyedrischen Zellen mit grossen kugligen Kernen. Mit Ausnahme der Gattung *Stylocheiron*, wo die Zellen zwischen Reflektor und Streifenkörper nur in einschichtiger Lage auftreten (Taf. XVI Fig. 7) ordnen sie sich meist in eine periphere, den Reflektor abscheidende, und in eine innere, den Streifenkörper bildende Schichte. Bei *Euphausia gracilis* fand ich die genannte Anordnung besonders regelmässig ausgebildet (Taf. XVI Fig. 6); auch tingirten sich hier die Kerne der inneren Lage lebhafter mit Farbstoffen, als jene der peripheren.

Der Streifenkörper (str.) zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse wie jener der

Stielaugen. Er ist stets bedeutend kleiner, als der letztere und weist bei *Nematoscelis* conische Gestalt auf. Bei *N. mantis*, wo ich ihn noch relativ am ansehnlichsten entwickelt finde (Taf. XVI Fig. 4 und 5), erreicht er eine Länge von 0,05 mm. Die nach Art von Coulissen gestalteten und längsstreifigen Lamellen strahlen radiär aus und lassen im Centrum einen nur kleinen Raum frei. Sichelförmig gestaltet, oder genauer gesagt, einem Ringsektor gleichend, finde ich ihn bei den Arten der Gattung *Euphausia*, wo er speciell bei *E. pellucida* breiter als hoch ist (0,03 mm hoch, 0,04 mm breit). Bei *Stylocheiron* endlich ist er kuglig und bis zu 0,03 mm breit; die dreieckig gestalteten Lamellen dringen fast bis zum Centrum vor (Taf. XVI Fig. 7).

Vor Linse und Ring bilden polyedrische Zellen (c′) den Abschluss der kugligen Organe nach Aussen. Die an den Ring anstossenden sind cylindrisch, die vor der Linse gelegenen polyedrisch gestaltet, während die äussersten Randzellen sich stark abplatten.

Ueber die Art der Innervirung machen die früheren Beobachter keine Angaben. Ich habe erst nach mühsamer Durchmusterung der Präparate an den Thorakalorganen Aufschluss erhalten. Hier geht nämlich ein Nerv (n) von dem entsprechenden Bauchganglion ab, um dann sich gabelnd mit beiden Aesten (Holzschnitt 2 n′.) bogenförmig das Organ zu umgreifen und beiderseits zwischen der Mündung des Reflektors und dem Ringe in den Zellkörper einzustrahlen. Ein Theil des Nerven (n″) versorgt weiterhin noch die Extremität. Ein Nervennetz im Innern des Zellkörpers konnte ich nicht nachweisen. Die von den Organen der Stielaugen abweichende Art der Innervirung mag vorwiegend durch die ausgiebige Drehung, welcher die Organe von Seiten feiner an sie herantretender Muskeln unterworfen sind, bedingt sein. Die Axe, um welche die Organe gedreht werden, fällt genau durch die beiden eintretenden Nervenäste und jede andere Art der Innervirung scheint wegen der unvermeidlich dann eintretenden Zerrungen des Leuchtnerven ausgeschlossen.

Die Muskeln, welche die mannigfachen Drehungen der Leuchtorgane bedingen, sind an den thorakalen Organen auf Schnitten als schräg an den Reflektor herantretende Bündel nicht unschwer nachzuweisen (Taf. XVI Fig. 4 mu.). Sie wurden hier auch von Vallentin und Cunningham (1888 p. 328) gesehen, während die genannten Beobachter an den Abdominalorganen vergeblich nach ihnen suchten. Thatsächlich sind sie denn auch hier an Schnitten schwer nachweisbar und ich habe sie nur einmal auf Längsschnitten durch das Abdominalorgan von *Stylocheiron mastigophorum* deutlich zu Gesicht bekommen. Hier verliefen drei Fasern zum Reflektor, welche unterhalb der Baucharterie entsprangen und schräg den Blutsinus durchsetzend an den nach vorn gekehrten Rand des Reflektors herantraten. Sie zeigten keine Querstreifung, stimmten übrigens mit den Fasern der Abdominalmuskulatur (welche an dem betreffenden Präparat die sonst deutliche Querstreifung vermissen liessen) so völlig im Aussehen überein, dass ich keinen Anstand nehme, sie als Muskeln aufzufassen. Zweifelhaft ist es mir indessen, ob jene eigenartigen Faserstränge, welche ich nur bei *Euphausia gracilis* beobachtete (Taf. XVI Fig. 6 f und f′), ohne Weiteres als contraktile Fasern in Anspruch genommen werden können. Sie entspringen in den Winkeln, welche die nervöse Masse der Ganglienknoten mit dem Ektoderm bilden, und verlaufen sich kreuzend und das Leuchtorgan umgreifend durch den Blutsinus.

Die Drehungen der Organe, wie sie oben geschildert wurden, werden nun wesentlich dadurch erleichtert resp. ermöglicht, dass sie allseitig von einem Blutsinus umgeben sind. Je nach den offenbar wechselnden Füllungszuständen umspült die nach Behandlung mit Chromosmiumsäure fein granulirt erscheinende Blutmasse, in der gelegentlich auch die Kerne von Blut-

körperchen nachweisbar sind, in breiterer oder dünnerer Schicht die Leuchtorgane. Ausser den Muskelbündeln, welche den Blutsinus durchsetzen, findet man gelegentlich dünne Septen (Taf. XVI Fig. 6 sept.) zwischen Leuchtorgan und den Ektodermzellen ausgespannt.

Zwischen den abdominalen Leuchtorganen und der überliegenden Ganglienmasse zieht die Baucharterie (Taf. XII Fig. 12 a. v.) als Fortsetzung der Sternalarterie hindurch. Ich finde sie auf Querschnitten durch das Abdomen von *Stylocheiron* stets in zwei nebeneinander verstreichende Gefässe gespalten (Taf. XVI Fig. 7 a. v.).

Die äussere Chitinwandung des Körpers springt in der Umgebung der Leuchtorgane halbkugelig vor. Die das Chitin abscheidenden Ektodermzellen sind in der Umgebung der Leuchtorgane nicht nur stark vakuolisirt, sondern auch bedeutend grösser, als an den übrigen Regionen. Besonders auffällig tritt dies Verhalten auf Längsschnitten durch die abdominalen Organe von *Euphausia pellucida* hervor, wo die vor und hinter dem Organ gelegenen Matrixzellen der Chitinwand würfelförmig oder cylindrisch gestaltet sind, während die direkt in der Front gelegenen etwas platter erscheinen. Sehr leicht hebt sich bei der Conservirung die Chitinlamelle von ihren Matrixzellen ab.

Die Leuchtorgane sind bei beiden Geschlechtern durchaus gleichförmig gestaltet. Ich betone dies Verhalten ausdrücklich, da G. O. Sars bei seiner Beschreibung von *Stylocheiron carinatum* hervorhebt, dass die thorakalen Organe des Männchens mehr als doppelt so gross seien, wie diejenigen des Weibchens. Zudem soll auch vor dem Leuchtorgan eine zweite Linse *(supplementary lens)* gelegen sein, die wahrscheinlich durch eine Verdickung des Integumentes hergestellt wird (1885 p. 141). Es ist mir schwer erfindlich, wie Sars zu diesen Angaben gekommen sein mag, die jedenfalls für keine der von mir untersuchten Arten der Gattung *Stylocheiron* gelten. Speziell bei *St. mastigophorum* sind die thorakalen Leuchtorgane in beiden Geschlechtern von gleicher Grösse und dabei oval gestaltet. Sie messen bei Männchen und Weibchen im Mittel 0,11—0,12 mm bei einer Breite von 0,09 mm; das grösste thorakale Leuchtorgan (0,14 mm lang) besass ein Weibchen. Was nun die Angabe über die Supplementärlinse betrifft, so kann ich mir sie nur dadurch erklären, dass Sars den kugligen Streifenkörper für die Linse hielt und die allerdings ziemlich weit vorgeschobene Biconvexlinse auf Rechnung einer cuticularen sekundären Verdickung setzte.

Die Aehnlichkeit der hier geschilderten Organe mit Linsenaugen ist so frappant, dass man die ältere Ansicht von Claus, es handle sich bei ihnen um „accessorische Augen", leicht erklärlich findet. Neuerdings wurde sie denn auch von Patten, welcher die Organe an Schnitten studirte, wieder zur Geltung zu bringen versucht. Ich kann indessen weder seine Schilderung für ausreichend erklären, noch vermag ich seiner ausführlich erörterten Ansicht beizustimmen. Patten hat weder die Pigmentlage gesehen (indem er die Angaben von Sars missversteht, verlegt er den Sitz des Pigmentes in die inneren „Retinazellen"), noch ist ihm die Struktur des Streifenkörpers und des Lamellenringes (er vermuthet in ihm einen Ringmuskel) klar geworden, noch auch vermag er über die Innervirung positive Angaben zu machen. Trotzdem wird der Zellkörper einer Retina und der Streifenkörper einer Stäbchenlage gleich gesetzt und die Theorie aufgestellt, dass diese Organe mehr für die Absorption von Lichtenergie, denn auf Wahrnehmung von Objekten berechnet sind. Es verlohnt sich nicht, diese Anschauungen eingehend zu erörtern und so erwähne ich nur, dass ein Linsenauge mit Ciliarmuskel eine für Arthropoden höchst fremdartige Bildung repräsentiren würde. Wo Linsen bei ihnen vorkommen, werden sie durch

entsprechende Umbildung der äusseren Chitinlage hergestellt: sie lösen sie sich ab und rücken sie in die Tiefe. Wollte man durchaus an dem Vergleiche mit Augen festhalten, so könnte man die Linse nur mit einem Krystallkegel vergleichen und das Leuchtorgan einer modificirten Einzelfacette homologisiren. Da Exner neuerdings ein Tapetum, wie es Leydig zuerst für die Arthropoden bekannt gemacht hat, im Facettenauge der Crustaceen nachwies, so wäre es denkbar, dass aus diesem sich der Reflektor hervorbildete. Aber auch diese Annahme, bei welcher natürlich der innere Zellkörper einer Retinula und der Streifenkörper einem modificirten Rhabdom verglichen würde, stösst auf so mannigfache Bedenken — zumal bei Berücksichtigung der des dioptrischen Apparates entbehrenden Leuchtorgane des Auges — dass ich mich der Auffassung von Sars anschliesse und die Leuchtorgane als Organe *sui generis* auffasse.

d. *Die biologische Bedeutung der Leuchtorgane.*

Die meisten Beobachter, welche über Leuchtorgane Untersuchungen veröffentlichten, haben nicht versäumt, auch die bei anderen Thiergruppen zu constatirenden Phosphorescenzerscheinungen in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Wenn ich darauf verzichte, allgemeine Betrachtungen über die Phosphorescenz der Thiere einzuschalten, so geschieht dies aus zweierlei Gründen. Einerseits besitzen wir eine Reihe zusammenfassender Betrachtungen und kritischer Erwägungen, wie sie auch in die neueste Publikation, nämlich in Giesbrecht's Mittheilungen über die Leuchtorgane der Copepoden (1895) eingeflochten sind und andererseits bin ich nicht in der glücklichen Lage, am lebenden Material eine Reihe von Punkten aufklären zu können, welche die Voraussetzung für spekulative Betrachtungen abgeben. Ist doch noch nicht einmal mit Sicherheit entschieden, ob wir mit G. O. Sars den Streifenkörper als Sitz des Leuchtstoffes aufzufassen haben (wie ich gleichfalls vermuthen möchte) oder ob thatsächlich die Angaben von Vallentin und Cunningham das Richtige treffen, wenn sie in dem Reflektor den phosphorescirenden Apparat erblicken. So viel ist jedenfalls sicher, dass das Leuchten der Euphausiden unter wesentlich anderen Bedingungen zu Stande kommt, als dasjenige der leuchtenden Copepoden und wahrscheinlich auch Ostrakoden. Nach Giesbrecht's Befund secerniren Leuchtdrüsen bei Vertretern der Gattungen *Pleuromma*, *Leuckartia*, *Heterochaeta* und *Oncaea* ein Sekret, das wahrscheinlich durch Muskelcontraktionen entleert wird und erst dann leuchtet, wenn es mit dem Wasser in Berührung kommt. Ein derartiger Vorgang ist für die Euphausiden völlig ausgeschlossen: Oeffnungen des Chitinpanzers in der Umgebung der Leuchtorgane fehlen durchaus und es ist gar nicht abzusehen, wie Theile des Streifenkörpers oder gar des Reflektors nach Aussen gelangen könnten. Es ist mir auch zweifelhaft, ob die neuerdings von L. Joubin beschriebenen merkwürdigen Leuchtorgane von Cephalopoden (Recherches sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode: *Histioteuthis Rüppelii* Vér. Rennes 1893), die ja gleichfalls mit Reflektoren ausgestattet sind, in Bezug auf die Bedingungen, unter denen die Phosphorescenz zu Stande kommt, sich mit den Euphausiden vergleichen lassen.

Wohl aber gestatte ich mir einige Bemerkungen über die biologische Bedeutung der Leuchtorgane hinzuzufügen. Es liegt auf der Hand, dass diese keine einheitliche für die phosphorescirenden Organismen sein kann, wie dies schon aus der Thatsache erhellt, dass Leuchtorgane einerseits sehenden, andererseits blinden Formen zukommen. Wo Leuchtorgane mit wohl entwickelten Augen combinirt vorkommen, wird man schwerlich daran zweifeln können,

dass sie dem Träger der Organe ein Orientiren über seine dunkle Umgebung ermöglichen. Den Glühwürmchen ermöglichen sie nach Emery (La luce negli amori delle Luciole. Bull. Soc. Ent. Ital. 1887 p. 406) das gegenseitige Auffinden der Geschlechter und den leuchtenden Tiefseefischen und Euphausiden das Erkennen der Beute resp. der Verfolger. Wo indessen blinde Formen mit phosphorescirenden Organen ausgestattet sind, kann ihr Leuchten selbstverständlich nur in der Wirkung auf andere sehfähige Thiere beruhen. In dieser Hinsicht sind von Brandt und Giesbrecht verschiedene bemerkenswerthe Auffassungen geäussert worden. Nach Brandt (Die koloniebildenden Radiolarien [Sphärozoeen] des Golfes von Neapel, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 13. Monogr. 1885 p. 684) wirkt das Leuchten der Radiolarien auf Verfolger abschreckend, weil viele marine Leuchtthiere nesseln und darum gemieden werden. Es mag nun eine derartige Auffassung vielleicht in manchen Fällen zutreffen, obwohl sie nur schwer dem Experiment zugänglich ist und uns auf das dunkle Gebiet der Psychologie niederer Organismen verweist. Diese Auffassung hat zur Voraussetzung, dass mit Augen ausgestattete Beutethiere der nesselnden Cölenteraten — hauptsächlich also kleinere Kruster — Erfahrungen sammeln und sie zu zweckmässigen Handlungen verwerthen. Ob sie Gelegenheit finden, diese Erfahrungen so oft zu machen, dass auf ein phosphorescirendes Licht hin sofort eine reflektorisch erfolgende Fluchtbewegung ausgelöst wird, dürfte freilich fraglich sein. Ein Copepode, der einmal mit der gefährlichen Wirkung der Nesselorgane Bekanntschaft macht, wird ihr wohl auch stets unterliegen. Andererseits müsste anzunehmen sein, dass leuchtende Cölenteraten in Bezug auf ihren Nahrungserwerb wesentlich ungünstiger gestellt sind, denn ihre nicht leuchtenden Verwandten.

In seinen späteren Darlegungen über den biologischen Werth des Leuchtens kommt denn auch Brandt (1892 p. 14) auf die hier vorgetragene Auffassung nicht mehr zurück, obwohl die Idee, dass das phosphorescirende Licht als Schreckmittel diene, auch in ihnen wiederklingt. Er schreibt: „Wie z. B. die enorme Menge der mikroskopischen schwebenden und zugleich augenlosen Planktonorganismen von dem meist recht schwachen Licht, das sie ausstrahlen, auf hoher See, wo ja die meisten Wesen leuchten, einen direkten Vortheil haben können, vermag ich mir nicht vorzustellen. Dass die Fähigkeit zu phosphoresciren für zahlreiche Planktonorganismen einen grossen Vortheil darbietet, liegt auf der Hand. Das Licht, das Hochseethiere bei Reizung ausstrahlen, ist nicht allein verschieden intensiv und verschieden gefärbt, sondern der Gesammteindruck, den ein leuchtendes Thier darbietet, ist ein anderer, je nachdem es dieser oder jener Abtheilung angehört. Eine gewisse Auswahl seitens der Nahrung suchenden Thiere ist also selbst dann möglich, wenn fast alle Thiere Licht ausstrahlen können. Bei manchen frei beweglichen und mit Sehorganen ausgestatteten Thieren ist ausserdem das Licht ein so ungemein intensives, oder es ist, wie z. B. bei *Scopelus*, in so eigenthümlicher Weise lokalisirt, dass diesen Wesen ihr Licht als Schreckmittel oder für das Aufsuchen der Geschlechter von grossem Wert sein kann."

Zutreffender scheint mir indessen die Idee von Giesbrecht (1895 p. 689) zu sein, dass das Leuchten der Copepoden manche ihrer Feinde nicht sowohl abschreckt, als vielmehr irre führt, „denn wenn sie, von einem Feinde verfolgt und durch diese Verfolgung zur Sekretion gereizt, den Leuchtstoff ausstossen, so lenken sie die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf den aufblitzenden Funken ab, während sie selbst entfliehen." Das ist eine Auffassung, welche an den thatsächlichen Vorgang bei der Lichtproduktion der Copepoden anknüpft, welche aber selbstverständlich für andere Organismen — und zwar speziell für die Euphausiden — nicht zutreffen

kann. Diese secerniren keinen Leuchtstoff in das Wasser und vermögen nicht auf diese Weise die Aufmerksamkeit des Verfolgers von ihrem eigenen Ich abzulenken.

Wenn ich nun in den früheren Darlegungen die Auffassung vertrat, dass die Leuchtorgane der Euphausiden ein wichtiges Mittel abgeben, um ihren Trägern eine Orientirung in den dunkelen Regionen zu ermöglichen, so stütze ich mich nicht nur auf die Thatsache, dass der blinden *Bentheuphausia* die Leuchtorgane fehlen, sondern auch auf die nicht zu bestreitende Möglichkeit, dass die von den Leuchtorganen ausgehenden Strahlen auch von gewissen Theilen der Facettenaugen wahrgenommen werden. Handelt es sich doch um Malakostraken, welche nicht nur mit wohl entwickelten, sondern in manchen Gattungen mit geradezu monströsen Augen ausgestattet sind! Ebensowenig wird man in Abrede stellen können, dass durch die Leuchtorgane das gegenseitige Wahrnehmen von Individuen derselben Art und das Zusammenfinden in Schwärmen, wie es für viele Euphausiden nachgewiesen ist, erleichtert wird. Wer mit der charakteristischen Phosphorescenz der pelagischen Organismen einigermaassen vertraut ist, vermag schon an dem Leuchten allein zu beurtheilen, ob er es mit Protozoen, mit Medusen und Siphonophoren, mit Pyrosomen, Crustaceen und wie alle die leuchtenden pelagischen Organismen heissen mögen, zu thun hat. Sollte da die Möglichkeit ausgeschlossen sein, dass die mit Augen ausgestatteten Arten sich gegenseitig an der für sie charakteristischen Phosphorescenz erkennen?

Immerhin vermuthe ich, dass der biologische Wert der Leuchtorgane für ihre Träger sich nicht in der Möglichkeit erschöpft, Beutethiere und Verfolger zu erkennen resp. Individuen derselben Art aufzufinden, sondern dass ihre Bedeutung gleichzeitig noch auf einem anderen Gebiete zu suchen ist.

Weit entfernt, Organismen abzuschrecken, dienen nach meiner Ansicht die Leuchtorgane in vielen Fällen dazu, Beutethiere anzulocken. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass man schwerlich auf die Idee gekommen wäre, die Tiefenreusen mit Glühlämpchen auszustatten, wenn nicht die bekannte Thatsache, dass eine nächtliche Lebensweise führende Landthiere, Fische des süssen und salzigen Wassers und unsere Flusskrebse durch Licht und Fackelschein angezogen werden, zu derartigen Experimenten gedrängt hätte. Man könnte freilich einwenden, dass das, was für die genannten Organismen erwiesen ist, nicht ohne Weiteres für die niederen pelagischen Organismen seine Giltigkeit habe. Hören wir indessen, was der um die Biologie mariner Organismen in vieler Hinsicht verdiente Fürst von Monaco neuerdings (Comptes rendus 1895 7. Jan.) berichtet: „Enfin, j'ai fait, depuis 1892, partout où j'ai été, des expériences sur l'attraction des animaux pélagiques au moyen de la lumière artificielle. Une lampe électrique étanche de cinquante bougies, descendue à deux mètres de profondeur, était entourée au bout de cinq minutes par un nuage de Crustacés et d'Annélides très petits dont les espèces variaient suivant les localités. Il venait aussi des poissons tels que des Scopélidés, des Poissons volants *(Exocoetus Rondeletii)*, des *Belone belone* et même des Céphalopodes. On capturait facilement tous ces animaux avec un simple filet à papillons.

Wenn Wolken von Crustaceen und Anneliden nach 5 Minuten die Glühlämpchen umschwärmen, so muss ich gestehen, dass meine Vermuthung, die Leuchtorgane möchten zum Anlocken von Beutethieren dienen, kaum in das Bereich der Phantasie zu verweisen ist. Sie knüpft direkt an die Erfahrung an und ist zudem der experimentellen Prüfung leicht zugänglich. Ich bin auf diese Vermuthung zuerst durch die Erwägung gekommen, dass sowohl bei den Euphausien wie bei manchen phosphorescirenden Fischen Leuchtorgane mitunter an Stellen auftreten, die

dem Individuum ein Wahrnehmen der von ihm selbst ausgehenden Phosphorescenz nicht gestatten. Was speziell die Euphausien anbelangt, so ist nicht abzusehen, wie die paarigen Leuchtorgane am vorletzten Thorakalfusspaar Lichtblitze entsenden, welche von den Facettenaugen des Trägers percipirt werden. Diese Blendlaternen kehren den Reflektor mit seinem Pigmentbelag nach vorne, die Mündung hingegen schräg nach hinten und aussen: ein Wahrnehmen der von diesen (zudem etwas grösseren) Organen erzeugten Lichtblitze ist dem betreffenden Individuum nicht ermöglicht.

Man könnte nun freilich einwenden, dass das, was als ein Vortheil erscheint, dem Thiere auch zum Schaden gereichen kann, insofern es durch seine Phosphorescenz auch die Aufmerksamkeit der Verfolger erregt. Der Nutzen wird hier wohl den Schaden überwiegen und dies zu ergründen dürfte ein lohnendes Feld für biologische Untersuchungen abgeben.

II. Die Facettenaugen.

1. Die Facettenaugen der Schizopoden.

a. *Morphologie des Auges.*

Die Grundform des Facettenauges wird durch ein Kugelauge repräsentirt, dessen „Facettenglieder“ (wie wir mit einem von Exner eingeführten Ausdruck die Einzelfacetten benennen wollen) von einem idealen Mittelpunkt radiär ausstrahlen. Ich illustrire dieses Verhalten durch die Abbildungen Fig. 1 und 2 auf Taf. XVII, welche Längs- und Horizontalschnitte[1]) durch das Kugelauge der *Euphausia pellucida* darstellen. Der Durchmesser der facettirten Partie des Stielauges beträgt bei grossen Exemplaren der *Euph. pellucida* 0.8 mm. In seiner äusseren Form und in der Anordnung der Facetten gleicht überhaupt das Auge der Gattung *Euphausia* demjenigen der Flachwasser-Mysideen, wie es bereits Grenacher (1879 Taf. 10 Fig. 110) in einer trefflichen Abbildung von *Mysis* darstellte.

Nicht unbeträchtlich weichen die Augen der Gattungen *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* (Taf. XII Fig. 1) von der gewöhnlichen Kugelform ab. Wie schon die Abbildungen von G. O. Sars (1885) im Challenger-Werke erkennen lassen, so theilt eine ringförmige Einschnürung das Auge in einen kleineren oberen und in einen umfänglicheren unteren Abschnitt. Das Auge erlangt also eine ungefähre Aehnlichkeit mit demjenigen einiger Libellen (*Cordulegaster* u. a.). Der obere Abschnitt des Facettenauges wird bei normaler Haltung des Thieres schräg nach vorn oder direkt nach oben gewendet: er vermag also, wie die Erörterungen auf p. 205 ergeben, keine Lichtstrahlen wahrzunehmen, welche von den Leuchtorganen des betreffenden Individuums ausgehen. Ihr Extrem erreicht die Zweitheilung des Auges bei der Gattung *Stylocheiron* (Taf. IX Fig. 1–3, Taf. XI Fig. 1), dessen oberer Abschnitt wie ein Teleskop über die seitlichen und unteren Partien vorgeschoben erscheint. Gleichzeitig bedingt die mächtige Entwicklung des Augenganglions bei allen Arten mit ungleichmässigem Bau der Augen eine der Concavität des

---

[1]) Als „Längsschnitte“ bezeichne ich Schnitte, welche in dorsoventraler Richtung durch die Augen geführt werden. Als „Hauptschnitt“ gilt unter den Längsschnitten jener, welcher bei Kugelaugen den Augenstiel halbirt und daher den idealen Mittelpunkt verläuft. Bei den unregelmässig gestalteten Augen bezeichne ich jenen Schnitt als Hauptlängsschnitt, welcher das Frontauge in dorsoventraler Richtung symmetrisch halbirt (Taf. XVII Fig. 5, Taf. XIX Fig. 2). Alle übrigen dem Hauptschnitt parallel verlaufenden Schnitte werden „seitliche Längsschnitte“ genannt (Taf. XVII Fig. 1).

„Horizontalschnitte“ nenne ich jene Schnitte, welche senkrecht zu den Längsschnitten in einer meist der Rücken- resp. Bauchfläche parallelen Richtung durch das Auge gelegt werden (Taf. XVII Fig. 2). Unter ihnen gilt bei den unregelmässigen Augen jener als horizontaler Hauptschnitt, welcher das Frontauge halbirt (Taf. XIX Fig. 1).

„Querschnitte“ heissen jene Schnitte, welche senkrecht zu den beiden genannten Schnittrichtungen verlaufen (Taf. XIX Fig. 9).

Cephalothorax zugekehrte Auftreibung. Ein nach den Seitenflächen verstreichender Ringwall (Holzschnitt 3 w), der auch bei *Euphausia* schwach angedeutet ist (Taf. XVII Fig. 2 w), grenzt schon äusserlich die facettirte Partie von der ganglionären ab.

Es wird späterhin unsere Aufgabe sein, einen Erklärungsversuch für die eigenartige unregelmässige Gestaltung des Auges bei den genannten Gattungen zu geben. An dieser Stelle sei daher nur darauf hingewiesen, dass keinesfalls die Gliederung des Auges in zwei Abschnitte mit

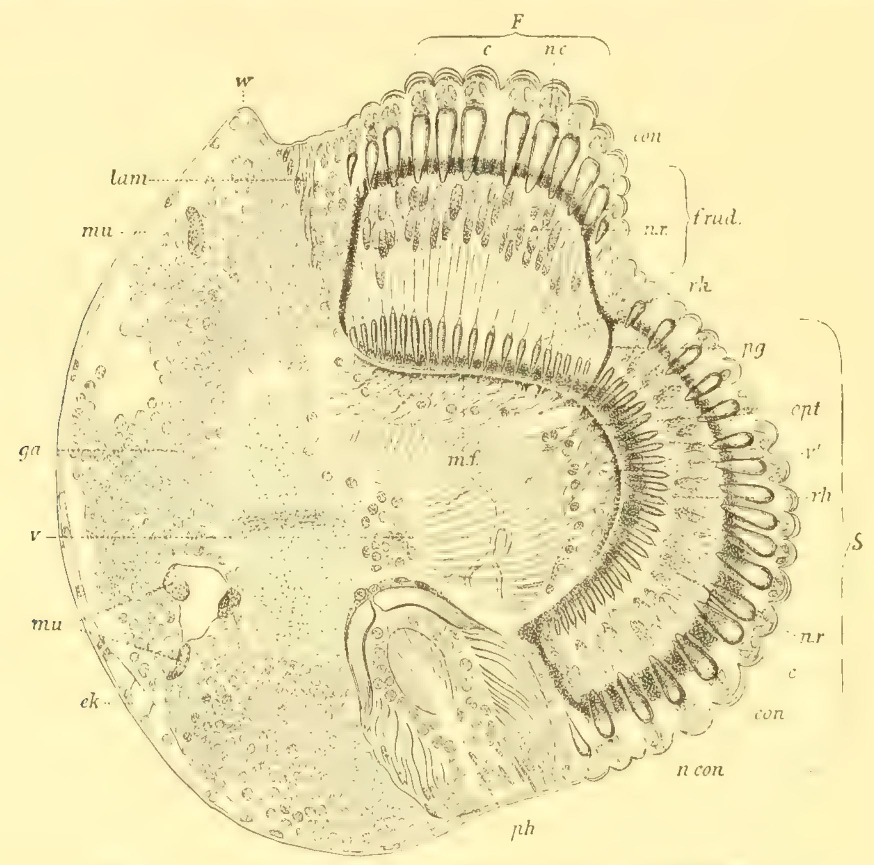


Fig. 3. Auge von *Nematoscelis rostrata* G. O. Sars. (Copie von Taf. XVII Fig. 3.)
F. Frontauge. *S.* Seitenauge. *c.* Cornea. *con.* Krystallkegel. *ek.* Matrix des Chitines. *f. rud.* Rudimentäre Seitenfacetten des Frontauges. *ga.* Ganglienzellen. *lam.* Lamellensystem am Augenwulst. *m. f.* Membrana fenestrata. *mu.* Augenmuskeln. *n. c.* Semper'sche Kerne (Kerne der Krystallzellen und Füllzellen). *n. r.* Kerne der Retinazellen. *opt.* Opticusfasern. *pg.* Pigment zwischen Front- und Seitenauge. *ph.* Leuchtorgan. *rh.* Rhabdome. *v.* Capillargefässe. *v'.* Querschnitte der Capillargefässe. *w.* Augenwulst.

dem Auftreten von Leuchtorganen in Correlation steht. Denn die Mysideen, welche ja im Gegensatz zu den Euphausiden der Leuchtorgane entbehren, lassen bei einigen Gattungen eine analoge Umbildung der Kugelform des Facettenauges erkennen. G. O. Sars bildet sie kenntlich von der Gattung *Euchaetomera* ab (1885 Taf. 37, Fig. 1 und 21), und ich finde sie auch bei *Brutomysis* (Taf. 20 Fig. 1) ähnlich gestaltet. Auch die Gattung *Caesaromysis* besitzt nach der Darstellung von Ortmann (1893 Taf. I Fig. 8 a) ein zweigetheiltes Auge.

Die Augen der hier genannten, in grösseren Tiefen schwebenden Schizopoden weisen durchweg ansehnliche Dimensionen auf. Im Allgemeinen läuft die Grösse der Augen jener des Körpers parallel, und so kommt es, dass auch bei Individuen derselben Art je nach dem Alter erhebliche Schwankungen im Augenmaass sich geltend machen. Die grössten Augen besitzen

einige *Nematoscelis*- und *Stylocheiron*-Arten. G. O. Sars sagt von *Nematoscelis megalops* Sars mit vollem Rechte (1885 p. 128): „The eyes are prodigiously developed, and of larger size, perhaps, than in any other known form of *Podophthalmia*." Nicht minder ansehnlich sind sie bei *N. mantis* Chun entwickelt, deren Augen bei einer Körperlänge von 12 mm die relativ enorme Grösse von 0,9 mm erreichen. Unter den *Stylocheiron*-Arten besitzt *St. chelifer* Chun (Taf. XI Fig. 1) die grössten Augen, insofern sie eine Länge von 1,2 mm aufweisen. Da nun die betreffenden Exemplare (vom Rostrum bis zur Schwanzspitze) 12—14 mm messen, so haben wir es mit Augen zu thun, welche nicht weniger denn ein Zehntel der Körperlänge erreichen. Das sind thatsächlich Grössenverhältnisse, wie sie unter den übrigen Ordnungen der stieläugigen Krebse auch nicht annähernd zur Beobachtung gelangt sind! Auf die am monströsesten entwickelten Augen stossen wir bei *Stylocheiron mastigophorum* Chun, dessen Augen zwar je nach dem Alter des Thieres recht verschiedene Dimensionen aufweisen, aber bei völlig erwachsenen Exemplaren eine Länge von nahezu einem Millimeter (0,9—0,96 mm) bei etwa der halben Breite (0,5—0,55 mm) erreichen. Da nun die erwachsenen Exemplare 6—8 mm messen, so liegen hier Augen vor, welche ein Sechstel bis ein Achtel der Körperlänge betragen: Augen, welche sicherlich allein schon an relativer Grösse ihres Gleichen suchen dürften!

Untersucht man die Augen auf Längs- und Horizontalschnitten, so constatirt man, dass das Vorwölben des oberen Abschnittes durch eine Verlängerung und Verbreiterung der betreffenden Facetten bedingt wird.

Da nun auch gleichzeitig der aus vergrösserten Facetten bestehende Abschnitt durch einen Pigmentmantel von den seitlichen Facetten sich abgrenzt und ein einheitliches Ganzes bildet, so gebe ich der Zweitheilung des Auges der Tiefsee-Schizopoden dadurch Ausdruck, dass ich ein „Frontauge" (mit vergrösserten Facetten) von dem „Seitenauge" unterscheide.

Bei *Thysanoëssa gregaria* Sars und *Nematoscelis rostrata* Sars ist der Unterschied in der Länge weniger auffallend, insofern die mittleren Facetten des Frontauges (Taf. XVII Fig. 5; Holzschnitt 3 F.) etwa anderthalbmal grösser sind, als diejenigen des Seitenauges. Auch die Grenze zwischen Front- und Seitenauge hebt sich hier weniger scharf ab; aber immerhin zeigen bereits hier die Grenzfacetten des Frontauges die Eigenthümlichkeit, dass sie rückgebildet werden und der Krystallkegel entbehren (f. rud.). Gleichzeitig fällt es auf, dass die Facetten des Seitenauges von dem Frontauge an bis gegen das Leuchtorgan continuirlich an Länge zunehmen.

Sehr auffällig ist der Unterschied zwischen Front- und Seitenauge bei *Nematoscelis mantis* der grössten bisher bekannt gewordenen Nematoscelide, welche ich in den Tiefen des östlichen Atlantischen Ozeans auffand. An dem schönen Auge derselben (Taf. XVIII) messen die Facettenglieder des Frontauges (von dem Cornearande bis zur gefensterten Membran gerechnet) 0,6 mm, während diejenigen des Seitenauges 0,18—0,3 mm lang werden. Hier übertreffen die ersteren um das Doppelte und Dreifache an Länge die letzteren.

Die extremste Ausbildung des Frontauges tritt bei der Gattung *Stylocheiron* hervor. Auch hier markiren sich die verschiedenen Etappen in der Umbildung durch die Arten *St. abbreviatum* Sars, *St. chelifer* Chun und *St. mastigophorum* Chun. Ich glaube wohl nicht zu weit zu gehen, wenn ich das auf Taf. XIX dargestellte (im beifolgenden Holzschnitt 4 copirte) Auge von *Stylocheiron mastigophorum* als das in morphologischer wie physiologischer Hinsicht bemerkenswertheste Stielauge aller Arthropoden in Anspruch nehme. Die Facettenglieder des Frontauges erreichen hier die ungewöhnliche Länge von 0,6—0,75 mm (den Maassen sind Schnitte durch ein grosses

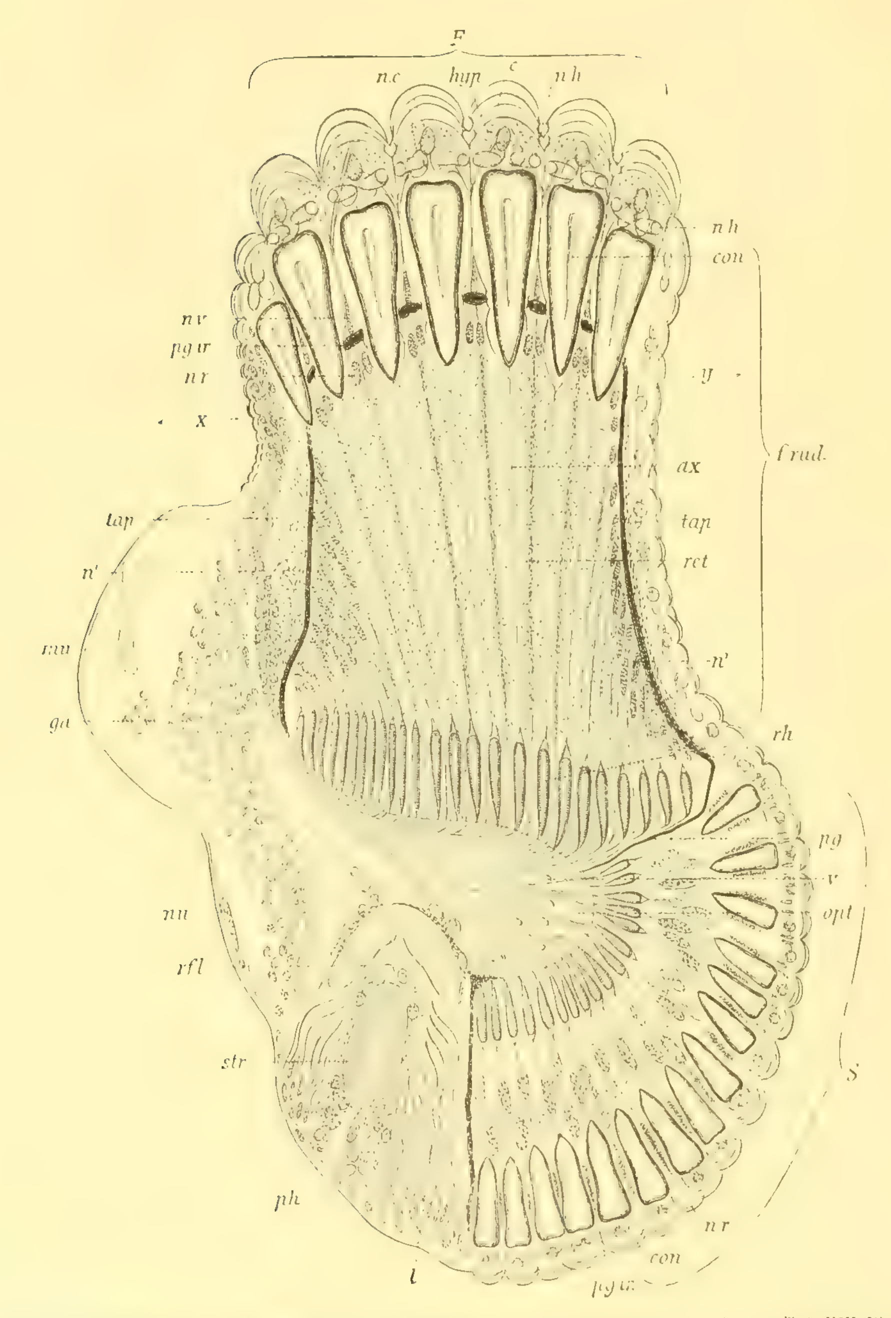


Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Auge von *Stylocheiron mastigophorum* Ch. (Copie von Taf. XIX Fig. 1.)
F. Frontauge. *S.* Seitenauge. *ax.* Achsenfaden. *c.* Cornea. *con.* Krystallkegel. *f. rud.* Rudimentare Seitenfacetten des Frontauges. *ga.* Ganglienzellen. *hyp.* Corneabildungszellen (Hypodermiszellen). *l.* Lamellen des Leuchtorganes. *mu.* Augenmuskeln. *n. c.* Semper'sche Kerne (Kerne der Krystallzellen und Füllzellen). *n. h.* Kerne der Hypodermiszellen. *n. r.* Retinakerne. *n'.* Kerne der zu den rudimentaren Facetten gehörigen Retinulazellen. *n. v.* Kerne der Irispigmentzellen. *opt.* Opticusfasern. *pg. ir.* Irispigment. *ph.* Leuchtorgan. *ret.* Retinula. *rfl.* Reflektor des Leuchtorganes. *str.* Streifenkörper. *v.* Capillargefässe.
x . . . y Richtung des Querschnittes auf Taf. XIX Fig. 9. Bei *x* Knospungszone des Frontauges.

Auge zu Grunde gelegt) während diejenigen des Seitenauges 0.17—0.26 mm messen. Die letzteren werden um das Drei-, ja selbst Vierfache an Länge von den Facettengliedern des Frontauges überboten! Gleichzeitig nimmt auch die Breitendimension der Frontfacetten zu; sie sind

bei *St. mastigophorum* an der Cornea 0,05 mm breit, während die gleichen Maasse für die Seitenfacetten 0,025—0,03 mm betragen.

Ein Umstand, dessen wir bereits oben gedachten, nämlich die Rückbildung der Randfacetten des Frontauges, tritt bei *Nematoscelis mantis* und bei den *Stylocheiron*-Arten in sinnfälliger Weise hervor. Hier fehlen einer reichen Zahl von Randfacetten die Krystallkegel und an ihre Stelle tritt ein aus feinen Schüppchen bestehendes Tapetum (tap.). Höchst auffällig aber ist es, dass die zugehörigen Rhabdome in voller Ausbildung persistiren: ein Verhalten, dessen physiologischer Werth später noch gewürdigt werden soll. Auch die langgestreckten und dicht aneinander gedrängten Retinakerne (nu. r. rud., Holzschnitt 3 und 4 n') sind erhalten.

Was nun zunächst die Eigenthümlichkeiten des Auges der **Euphausiden** im Vergleiche mit jenem der bisher allein genauer erforschten Mysideen anbelangt, so reduziren sie sich im Wesentlichen darauf, dass ihnen durchweg Pigmentzellen zwischen den Rhabdomen fehlen. Das Retinapigment wird bei den Euphausien durch eine Pigmentirung der Retinazellen selbst im Umkreise der Rhabdome ersetzt; eine Pigmentirung, welche auch auf die Ramifikationen des Sehnerven unterhalb der gefensterten Membran übergreifen kann (*Nematoscelis rostrata*, Taf. XVII Fig. 5).

In hohem Maasse bemerkenswert und charakteristisch für alle echten Tiefseeformen, nämlich für *Nematoscelis mantis* und für alle *Stylocheiron*-Arten ist nun der Umstand, dass hier das Retinapigment sowohl am Front-, wie am Seitenauge vollkommen fehlt. Jeglichen Pigmentes baar, welches wie ein Schleier bei den bisher bekannt gewordenen Arthropoden die lichtempfindlichen Apparate verhüllt, treten die Rhabdome in unerwarteter Klarheit und Pracht dem Beobachter entgegen.

Bevor wir nun den physiologischen Werth des Pigmentmangels erörtern, in dem gerade ein hervorstechender Zug des Facettenauges der Tiefseeformen sich kund gibt, sei es gestattet, die Augen der in grösseren Tiefen schwebenden **Mysideen** zum Vergleich mit jenen der Euphausiden heranzuziehen. Ich kann mich hierbei um so kürzer fassen, als es sich im Princip um ähnliche Umbildungen handelt. Wenn wir davon absehen, dass in das Mysideenauge kein Leuchtorgan eingebettet ist, so lehrt der Horizontalschnitt durch das Auge von *Brutomysis Vogtii* (Taf. XX Fig. 1), dass die Zweitheilung in ein Front- und Seitenauge nicht minder sinnfällig, denn bei den Euphausiden durchgeführt ist. Die Facetten des Frontauges übertreffen diejenigen des Seitenauges an Länge um das Zweieinhalbfache und sind wiederum durch eine Pigmentlage von den letzteren getrennt. Auch die Rückbildung der Seitenfacetten des Frontauges kehrt wieder und als eine Eigenthümlichkeit der an das Seitenauge sich anlehnenden rudimentären Facettenglieder (deren Retinakerne und Rhabdome gleichfalls erhalten sind) mag hervorgehoben werden, dass den cornealen Verdickungen des Chitins kleine Dörnchen (sp.) aufsitzen. Nach den Untersuchungen von Parker (1891 p. 103) besitzt *Mysis* mit Kernen ausgestattete Retinapigmentzellen im Umkreise der Rhabdome und unterscheidet sich also in dieser Hinsicht von *Euphausia*, bei der ich stets selbstständige Retinapigmentzellen vermisste. *Brutomysis* ähnelt nun insofern den Euphausiden, als Retinapigmentzellen fehlen und das Pigment in die tieferen Lagen der Retinazellen selbst eingebettet ist, aber auch (wie bei *Nematoscelis rostrata*) unterhalb der gefensterten Membran in die Ausläufe der Opticusfasern eingestreut erscheint. Dass die Pigmentirung übrigens nur schwach durchgeführt ist, lehrt ein Blick auf die Abbildung.

Vergleichen wir nun das Auge von *Caesaromysis* Ortm., wie es Ortmann (1893 Taf. I Fig. 8a) in einer allerdings sehr unzulänglichen Zeichnung dargestellt hat, so ergibt sich wenigstens

ein auffälliger Unterschied: das Seitenauge ist ungemein reducirt im Vergleiche zu dem mächtigen Frontauge. In dieser Hinsicht lassen sich überhaupt unter den pelagischen Tiefenschizopoden bemerkenswerthe Unterschiede nachweisen, welche darauf hinauslaufen, dass das bei den Gattungen *Thysanoëssa* und *Nematoscelis* ungemein umfängliche Seitenauge (Taf. XVII Fig. 5, Taf. XVIII Fig. 2) mehr und mehr zu Gunsten des mächtig vergrösserten Frontauges in den Hintergrund tritt. Bei *Stylocheiron* und *Brutomysis* ist das Seitenauge nicht mehr so umfänglich wie bei den eben erwähnten Gattungen; bei *Caesaromysis* ist es hochgradig rückgebildet.

Da nun die Gattung *Caesaromysis* Ortm., wie im vorigen Kapitel (p. 188) eingehender begründet wurde, eine Mittelstellung zwischen *Brutomysis* Chun und der monströsen Gattung *Arachnomysis* Chun einnimmt, so dürfte auch die absonderliche Augenbildung der letzteren Gattung erst auf der Folie der ihr zunächst verwandten Formen verständlich werden. Bei *Arachnomysis* ist das Seitenauge vollständig geschwunden und lediglich das Frontauge hat eine mächtige Ausbildung erfahren. Das Auge von *Arachnomysis* (Taf. XIII Fig. 2, Taf. XIV Fig. 1, Taf. XX Fig. 2) ist auffällig lang gestielt und erreicht (vom Augenganglion an gemessen) bei den erwachsenen Exemplaren eine Länge von 0,6 mm. Die rudimentären Seitenfacetten des Frontauges, wie sie bei den bisher erwähnten Euphausiden und Mysideen zur Beobachtung gelangten, sind völlig geschwunden und ein weiter Blutsinus drängt sich zwischen Retina und die äussere Chitinlage ein (Taf. XX Fig. 2 sin). Als ein unter den gesammten Schizopoden einzig dastehendes Verhalten weise ich schon an dieser Stelle auf die Verkürzung der Retinazellen hin, welche zwischen sich und den Krystallkegeln einen weiten, mit Flüssigkeit erfüllten Raum frei lassen (ibid. c. v.). Damit ist die Gliederung des Auges in einzelne von einander wohl gesonderte Einzelfacetten aufgegeben: gewiss ein weiteres Zeugniss für die eigenartige Stellung, welche *Arachnomysis* im Systeme einnimmt.

b. *Bau der Facettenglieder.*

Meine Untersuchungen ergaben mir mehrfache Correcturen der bisher über Schizopoden bekannt gewordenen Verhältnisse und zeigen, dass ihre Facettenglieder (wie wir mit Exner die Einzelfacetten benennen wollen) in ihrem Bau viel inniger mit jenen der Dekapoden übereinstimmen, als man bisher annahm. Nicht wenig kam es mir bei der mikroskopischen Analyse zu statten, dass die enorm vergrösserten Facettenglieder des Frontauges bei ihrem Mangel an Retinapigment viele Verhältnisse klarer erkennen lassen, als die Vertreter der bisher zur Untersuchung herangezogenen Oberflächenformen. Werthvolle Aufschlüsse lieferte mir namentlich *Stylocheiron mastigophorum*, von dem ich zahlreiche mit Chromosmium und Sublimat behandelte Augen nach verschiedenen Richtungen in Schnitte zerlegte.

Die chitinige Cornea (c.) ist am Auge von *Mysis*, *Arachnomysis* (Taf. XX Fig. 2) und *Euphausia* ganz flach gewölbt (Taf. XVII Fig. 1—3), während sie bei allen übrigen Gattungen eine für Wasserthiere fast befremdliche convexe Krümmung erkennen lässt. Am stärksten — nahezu halbkugelig ausgebildet — tritt sie am Frontauge der Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron* entgegen. Ganz konstant setzt sich die Cornea aus mindestens zwei schalenförmig ineinandergreifenden Lamellen zusammen. Ich glaubte anfänglich, dass es sich um eine Häutung handle, überzeugte mich indessen späterhin, dass die beiden Lamellen am Ringwall zusammenfliessen und eine bleibende Eigenthümlichkeit der Cornea abgeben. Gelegentlich können zwischen den dickeren Lamellen oder äusserlich ihnen aufliegend noch gesonderte dünnere auftreten, so

dass die Cornea der Einzelfacette aus mehreren concentrisch ineinander geschichteten Schalen sich aufbaut, welche auf Schnitten leicht sich auflockern und von einander abheben. (*Nematoscelis mantis*, Taf. XVII Fig. 6, *Stylocheiron mastigophorum* Taf. XIX Fig. 4 und 5, c^1–c^4). Die einzelnen Schalen, von denen die äusseren selbstverständlich die ältesten repräsentiren, verhalten sich gegen Farbstoffe oft recht verschieden: die einen färben sich intensiv, die andern bleiben ungefärbt.

Was die Breite der Corneafacetten anbelangt, so fallen die Dimensionen bei den einzelnen Arten recht verschieden aus. Um einige Beispiele anzuführen, so bemerke ich, dass die Facetten bei *Euphausia pellucida* 0,02 mm messen und ungefähr dieselbe Breite wie die Facetten des Seitenauges von *Stylocheiron mastigophorum* (0,023 mm) aufweisen. Bedeutend breiter sind sie an den Frontaugen: bei *Nematoscelis mantis* erreichen sie eine Breite von 0,036 mm und endlich bei *Stylocheiron mastigophorum* sogar von 0,06 mm.

Die in der Aufsicht bekanntlich sechseckig gestalteten Cornealinsen werden von zwei Hypodermiszellen (hyp.) abgeschieden, welche von den neueren Beobachtern übersehen wurden. Claus war der Erste, welcher bei den Phronimiden auf die Hypodermiszellen hinwies (1879 p. 73); bei den Schizopoden vermochte er sie indessen ebensowenig aufzufinden (1886 p. 57) wie Parker (1891). Sie liegen als dachförmig gestaltete Zellen über den gleich zu erwähnenden Krystallzellen und sind an ihrem proximalen (dem Krystallkegel zugekehrten) Ende mit zwei grossen sichelförmig gekrümmten Kernen (nu. c.) ausgestattet, welche sich an den einander zugekehrten Polen nahezu berühren (Taf. XIX Fig. 3 nu. c.). Wenn die Sichelkerne, welche übrigens in ähnlicher Gestalt bei den Dekapoden wiederkehren, bisher übersehen wurden, so mag der Grund hierfür wesentlich in der eigenthümlichen Struktur ihres Plasmas liegen. Sie sind nämlich ungemein blass und weisen nur an ihrem Aussenrande einen Mantel chromatischer, fein granulirter Substanz auf (Taf. XIX Fig. 4 u. 5). Die Grenze der beiden Bildungszellen tritt bei der Aufsicht scharf hervor (Taf. XIX Fig. 3, linke Facette).

Da die Bildungszellen der Cornea mit ihren allerdings nicht leicht nachweisbaren Sichelkernen bei den Schizopoden bisher unbekannt blieben, so bürgerte sich die Auffassung ein, dass von jenen vier kreuzweise über dem Krystallkegel angeordneten Kernen (Semper'sche Kerne) zwei den Bildungszellen der Cornea, zwei den eigentlichen Krystallzellen angehören. Nach meinen Befunden ergibt es sich indessen unzweifelhaft, dass die vier Kerne, welche ebenso vielen Zellen zugehören, durchaus den vier Kernen der Krystallzellen von Dekapoden homolog sind.

Dass die Kerne kreuzweise angeordnet in verschiedenen Ebenen liegen, hat bereits Grenacher (1879 p. 118) richtig erkannt und so mögen denn zunächst die beiden unteren Zellen mit ihren Kernen in Betracht gezogen werden. Sie repräsentiren die eigentlichen Krystallzellen (cr.), welche allein an der Ausscheidung der Krystallkegel sich betheiligen und deren Zusammensetzung aus zwei Hälften bedingen. Sie berühren sich in einer Ebene, welche genau mit der Trennungsfläche der beiden Krystallkegelhälften und mit der Berührungsfläche der beiden Corneabildungszellen zusammenfällt. Bei sämtlichen von mir untersuchten Schizopoden finde ich nun, dass die in Rede stehende Ebene mit der in dorsoventraler Richtung durch das Auge gelegten Längsebene entweder zusammenfällt oder ihr parallel verläuft. Da nun die Kerne, wie gleich hervorgehoben werden soll, ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten, je nachdem sie auf Längs- oder Horizontalschnitten vorliegen, so ist es wichtig, dass diese bisher von keinem Beobachter erkannten Unterschiede gleich von vorneherein betont werden. Betrachtet man zunächst die Krystallzellen in der Aufsicht und stellt man den Tubus auf die Höhe der Sichelkerne der

Corneabildungszellen ein (Taf. XIX Fig. 3, rechte Facetten), so erscheinen erstere völlig von den Sichelkernen umfasst. Ihre grossen ovalen und ungemein feinkörnigen Kerne (nu. cr.) bergen ein oder zwei (bisweilen auch mehr) glänzende Kernkörperchen und platten sich gegenseitig an den Berührungsflächen etwas ab. Auf Horizontalschnitten (Taf. XIX Fig. 4) bilden beide Krystallzellen ein Dreieck, dessen Basis dem Krystallkegel aufliegt und dessen Spitze genau bis zu der chitinigen Cornealinse reicht. Ihre Kerne erscheinen oval und füllen den grössten Theil der Zelle aus. Das Bild ändert sich nun völlig, wenn die Krystallzellen auf Längsschnitten, also senkrecht zu der eben geschilderten Ansicht, vorliegen (Taf. XVII Fig. 6, Taf. XIX Fig. 5). Da hierbei die vordere Krystallzelle die hintere verdeckt, so erhalten wir zunächst nur einen Krystallkern (nu. cr.), welcher dreieckig gestaltet erscheint. Dass die Compression des distalen Kernabschnittes durch die ihm dicht angeschmiegten beiden Füllzellen bedingt wird, geht aus der Abbildung klar hervor. Die Ansicht auf Längsschnitten lehrt weiterhin, dass das Plasma der Krystallzelle unter den Füll- und Corneabildungszellen auf den Distalabschnitt des Krystallkegels übergreift.

Zwischen den Bildungszellen der Cornea- und der Krystallkegel — und zwar allseitig von ihnen umschlossen — liegen zwei Zellen, deren grosse ovale Kerne am besten auf Längsschnitten hervortreten (Taf. XVII Fig. 6 nu' Taf. XIX Fig. 5 nu'). Beide Zellen neigen dachförmig zusammen, ohne sich indessen völlig zu berühren. Sie bedingen die Compression der Kerne der Krystallzellen und besitzen ein helleres Plasma, als die anliegenden Zellen. Ihre Kerne erscheinen bei der Aufsicht (Taf. XIX Fig. 3 nu') und auf Horizontalschnitten (ibid. Fig. 4, rechte Facette nu') rhombisch und zeichnen sich durch den Mangel von Kernkörperchen bei stärkerer Granulirung des Inhalts aus.

Ueber ihren physiologischen Werth ist wenig mehr zu sagen, als dass sie die Rolle von Füllzellen spielen, welche weder an der Abscheidung der Cornea noch an der Bildung der Krystallkegel sich betheiligen. In morphologischer Hinsicht sind sie zwei Krystallzellen der Dekapoden homolog zu erachten, insofern sie hier auf gleiches Niveau mit den bei den Schizopoden allein funktionirenden Krystallzellen sinken und sich gleichfalls am Aufbau der Krystallkegel betheiligen (*Sergestes*, Taf. XX Fig. 5 und 6). Dadurch wird es bedingt, dass die Kegel der höheren Podophthalmen viergetheilt erscheinen, während sie bei sämmtlichen Schizopoden nur aus zwei Hälften sich zusammensetzen.

Die im Vorstehenden geschilderten sechs Zellen finde ich bei Euphausiden und Mysideen in durchaus gleichartiger Gruppirung sowohl an den Front- wie an den Seitenaugen ausgebildet. Bei ihrer charakteristischen Anordnung lässt es sich schon ohne Weiteres erschliessen, ob die Schnitte durch das Facettenauge in der Längsrichtung oder in der Horizontalen gelegt wurden. Die relativen Grössenverhältnisse der sechs Kerne können freilich mannigfachen Schwankungen unterliegen; so fand ich z. B. die Sichelkerne der Corneazellen am Seitenauge von *Stylocheiron mastigophorum* sehr breit und fast bis zur Cornealinse sich erstreckend (Taf. XIX Fig. 12 nu. c.).

Aus den hier mitgetheilten Befunden geht hervor, dass die Schizopoden mit Rücksicht auf den Bau der Facettenglieder keineswegs principiell von den Dekapoden abweichen. Die vier „Semper'schen Zellen" wie sie Claparède nannte und bei *Mysis flexuosa* bereits nachwies (1860 p. 193 und 194), kommen beiden Gruppen zu und wenn von ihnen nur zwei bei den Schizopoden die Rolle von Krystallzellen spielen, während alle vier bei den Dekapoden sich an der Ausscheidung der Krystallkegel betheiligen, so sind das lediglich graduelle Unterschiede. Ausser

Claparède haben übrigens noch G. O. Sars (1867 p. 33) bei *Mysis oculata var. relicta* und Nusbaum (1887 p. 179) bei den Embryonen von *Mysis chamaeleo* die vier Semper'schen Kerne beschrieben. Grenacher (1879 p. 118) betonte zuerst, dass die Zellen nicht in gleichem Niveau liegen, und Parker (1891 p. 100) deutete dann die beiden oberen Zellen als die Bildnerinnen der Cornea, die beiden unteren als Krystallzellen. Damit war nun freilich ein durchgreifender Unterschied zwischen Schizopoden und Dekapoden statuirt, der allerdings erst durch meine früheren Mittheilungen (1893 p. 559) als hinfällig nachgewiesen wurde. Insofern weichen indessen die obigen Darlegungen von meiner ersten Notiz ab, als ich in derselben den „Füllzellen" eine Rolle bei der Abscheidung der Krystallkegel zuschrieb. Erneute Untersuchungen mit guten Immersionssystemen an Glycerinpräparaten haben mich zu den obigen Anschauungen geführt.

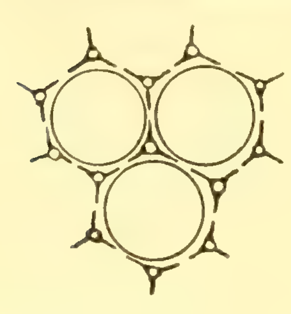
Bevor wir zu der Schilderung der übrigen Elemente des Facettengliedes übergehen, sei es gestattet, noch einige Bemerkungen über die Krystallkegel (con.) hinzuzufügen. Bei allen Schizopoden wahren sie die kegelförmige Gestalt, insofern sie bei einem runden Querschnitt eine flache, bisweilen napfförmig vertiefte distale Basis und einen scharf zugespitzten proximalen Pol, vor dem meist eine sanfte ringförmige Striktur kenntlich wird, aufweisen. Sie sind zweigetheilt und zwar fällt die Trennungsebene genau mit jener Ebene zusammen, in welcher die Krystallzellen sich berühren. Nach Exner's weittragender Entdeckung fungiren die Krystallkegel als Linsencylinder, deren Brechungsvermögen (wie er mit dem Mikrorefraktometer an den Krystallkegeln der Nachtschmetterlinge nachwies) vom Centrum gegen den Kegelmantel continuirlich abnimmt. Der Unterschied im Brechungsvermögen tritt auf Querschnitten durch die concentrisch geschichteten Kegellamellen der Schizopoden sehr auffällig hervor, insofern sich ein stark lichtbrechender Kern von dem schwächer lichtbrechenden Mantel abhebt. Bei *Euphausia* ist auch schon am unversehrten Kegel die stark lichtbrechende centrale Partie deutlich kenntlich (Taf. XVII Fig. 3 con.). Die Grösse der Krystallkegel ist bei den einzelnen Arten sowohl, wie auch bei den Individuen derselben Art je nach den Alterszuständen bedeutenden Schwankungen unterworfen. Ich verzichte daher auf eine tabellarische Zusammenstellung der Dimensionen und bemerke nur, dass in den mittleren Facetten des Frontauges von *Stylocheiron mastigophorum* die grössesten von mir beobachteten Kegel auftreten und eine Länge von 0,17 mm erreichen. Zwischen den Kegeln und den sechseckigen Scheidewänden des Facettengliedes bleibt namentlich im Frontauge ein heller, offenbar mit klarer Flüssigkeit erfüllter Raum frei, welcher vielleicht dadurch entstanden ist, dass die soliden Kegel bei der Conservirung etwas schrumpften. Wenigstens hebt bereits Grenacher (1879 p. 118) hervor, dass die Krystallkegel der *Mysis* in frischem Zustande „weich und quellbar" sind.

Sicherlich sind die wabenförmigen Scheidewände der sechsseitigen Facettenglieder im Umkreis der Krystallkegel noch den Krystallzellen zuzurechnen. Diese Zellmembranen umgreifen die Kegel bis zu ihrer proximalen Spitze.

Zwischen den Kanten je dreier benachbarter Prismen liegen grosse ovale Kerne, welche den von Exner als „Irispigmentzellen" bezeichneten Bildungen angehören. Offenbar handelt es sich hier um dieselben Zellen, welche Parker in verschiedenen Publikationen (so auch in der soeben 1895 erschienenen Untersuchung über das Auge von *Astacus*) mit dem Namen „distal retinular cells" belegte. Ich habe schon früherhin meine Bedenken gegen diese Bezeichnung ausgesprochen, weil sie die irrige Vorstellung erweckt, als ob es sich um Zellen handle, welche direkt bei dem Sehvorgang betheiligt sind. Weder ist indessen die Retina zweischichtig, noch auch scheiden

die „distalen Retinazellen“ Stäbchen oder Rhabdome aus. Es handelt sich im Gegentheil bei ihnen um ächte Pigmentzellen, für welche der einmal von Exner eingeführte Name „Irispigmentzellen“ jedenfalls zutreffender ist und festgehalten werden sollte. Sie umscheiden die Krystallkegel mit Ausnahme der frei hervorschauenden proximalen Spitze bei *Euphausia* nahezu vollständig (Taf. XVII Fig. 1 und 2). Das Pigment ist hier braunschwarz, während es bei den mit zweigetheilten Augen ausgestatteten Formen eine rothbraune und unter Umständen (*Arachnomysis*) nahezu röthliche Färbung annimmt. Zudem sind bei den letztgenannten Formen die Pigmentkörnchen diffuser vertheilt, so dass sie einen Durchblick auf die unterliegenden Partieen, wie Krystallkegel und Kerne, verstatten. Bei *Brutomysis* und *Arachnomysis* fand ich an den längere Zeit in Alkohol aufbewahrten Exemplaren das Pigment durch seine Löslichkeit in Alkohol etwas gebleicht. Bei allen mit Front- und Seitenaugen ausgestatteten Gattungen reicht die Pigmentirung nicht bis zu dem verbreiterten Ende der Krystallkegel; ein bandförmiger Pigmentring umgürtet die mittleren Partieen der Kegel und erscheint am Frontauge von *Stylocheiron mastigophorum* (Taf. XVII Fig. 1 und 2 pg. ir.) zu einem auffällig schmalen Gürtel reducirt.

Was nun die Pigmentzellen selbst anbelangt, so schieben sie sich gewissermaassen als interfacettäre Bildungen zwischen die einzelnen Facettenglieder ein. Ihre grossen und ovalen (bei *Nematoscelis mantis* nahezu rundlichen) Kerne liegen, wie oben bereits hervorgehoben wurde, zwischen den Kanten je dreier benachbarter Prismen (Taf. XIX Fig. 13 und 7) und jede einzelne Pigmentzelle beherrscht das zwischen den Seitenflächen der betreffenden sechsseitigen Prismen freibleibende Territorium. Jede Irispigmentzelle gehört daher drei benachbarten Facettengliedern an; sie begrenzt von jeder Einzelfacette nur zwei halbe Seitenflächen. Der nebenstehende Holzschnitt 5 mag diese Verhältnisse schematisch versinnlichen; auf ihm sind die Grenzen zwischen zwei benachbarten Pigmentzellen hell gelassen, wie dies auch thatsächlich bisweilen zur Beobachtung gelangt (Taf. XIX Fig. 7).


Fig. 5.

In meiner früheren Mittheilung (1893 p. 560) glaubte ich zwischen den Irispigmentzellen einerseits und den oben geschilderten Cornea- und Krystallzellen andererseits noch besondere Scheidenzellen constatiren zu können. Ich habe mich indessen überzeugt, dass diese vermeintlichen Scheidenzellen mit den Pigmentzellen zusammenfallen und vermag auch den Grund anzugeben, wesshalb ich zu dieser irrthümlichen Deutung geführt wurde. In dem Frontauge von *Stylocheiron mastigophorum* zeigen nämlich die Kerne der Pigmentzellen ein eigenartiges Verhalten. An den Randfacetten (Taf. XIX Fig. 2) liegen sie als lang oval ausgezogene Kerne hoch über dem Pigmente, während sie an den mittleren Zellen tief herabrücken und als unregelmässig gebuchtete und verästelte Kerne allseitig vom Pigment umgeben werden (Taf. XIX Fig. 5 und 7). Da ich glaubte, dass die Pigmentzellen nicht weiter hinaufragten, als Pigmentkörnchen entwickelt seien, so hielt ich die über denselben gelegenen Kerne für Bestandtheile eigener, in der Fortsetzung der Pigmentzellen gelegener „Scheidenzellen“. Durch das Studium von Frontaugen, an denen das Pigment nur schwach und diffus entwickelt war, überzeugte ich mich indessen, dass einerseits die distalen Partieen der Irispigmentzellen des Pigmentes entbehren und dass andererseits zwischen den verästelten centralen und den lang ovalen seitlichen Pigmentkernen alle denkbaren Uebergänge vorkommen. Thatsächlich reicht denn auch am Frontauge von *Stylocheiron* die nicht pigmentirte Partie der Pigmentzellen ziemlich weit bis in die Nähe der Corneazellen hinauf (Taf. XIX Fig. 5 und 6 pg'.). An den Seitenaugen von

Stylocheiron ist nicht nur der Pigmentmantel viel breiter, als am Frontauge, sondern wahren auch die Kerne der Pigmentzellen ihre ovale Form (Taf. XIX Fig. 12).

Was die percipirenden Elemente des Schizopodenauges anbelangt, so ist man über die Zahl der eine Retinula zusammensetzenden Sehzellen noch nicht sicher orientirt. Grenacher vermochte über die numerische Zusammensetzung keine Auskunft zu geben und glaubt nur versichern zu können, dass mehr als vier Zellen vorkommen (1879 p. 119). Parker ist in seiner fleissigen Untersuchung (1891 p. 101) der Wahrheit ziemlich nahe gekommen, indem er acht Sehzellen, von denen allerdings eine rudimentär sein soll, als Constituenten einer Retinula in Anspruch nimmt. Nach meinen Befunden setzt sich bei allen Schizopoden die Retinula aus sieben Sehzellen zusammen; eine rudimentäre achte Zelle (die nach Parker's neuesten Angaben auch bei *Astacus* eine Rolle spielen soll) habe ich niemals wahrnehmen können Diese Verhältnisse treten namentlich am Frontauge so klar und übersichtlich hervor, dass ich mir nicht versagen kann, einen Querschnitt durch das Frontauge von *Stylocheiron mastigophorum* nach mikrophotographischer Aufnahme zu reproduciren (Taf. XIX Fig. 9). Er ist dicht unterhalb der Krystallkegel geführt, zeigt am Rande noch die Lücken, in welchen die Spitzen der Kegel steckten und lässt in seinen centralen Partieen deutlich das Zusammentreten von je sieben Retinazellen zu einem sechsseitigen Prisma erkennen.

Die ovalen Kerne der Sehzellen (n. r.) erfüllen an den Seitenaugen meist den ganzen Zwischenraum zwischen Rhabdomen und Krystallkegeln: bei *Euphausia* und an den Frontaugen von *Thysanoëssa* und *Nematoscelis rostrata* bleibt das innere Drittel resp. die Hälfte der Sehzellen frei von Kernen und endlich rücken sie am Frontauge von *Nematoscelis mantis* und *Stylocheiron mastigophorum* in die Höhe der Krystallkegel, um hier in eine Ebene gestellt ringförmig die Kegelspitze zu umgeben (Taf. XVIII, Taf. XIX Fig. 1, 2 u. 8). Auf der Figur 9 der XIX. Tafel sind an den Randfacetten theilweise die Kerne der Sehzellen ersichtlich. Im Umkreis der Rhabdome findet man braunschwarze Pigmentkörper, wie oben angedeutet wurde, in die Sehzellen der *Euphausia*-Arten, der *Nematoscelis rostrata* (Fig. 4), *Thysanoëssa gregaria* und *Bratomysis Vogtii* eingestreut. Völlig pigmentfrei sind hingegen die Retinazellen von *Nematoscelis mantis* und der *Stylocheiron*-Arten.

Dis Grösse der Sehzellen wechselt, je nachdem es sich um die verlängerten Facettenglieder der Frontaugen oder die kürzeren der Seitenaugen handelt; die grössesten Zellen von nicht weniger denn 0.6 mm Länge besitzt *Stylocheiron mastigophorum* in seinem Frontauge. Dass in den Frontaugen übrigens auch die den rudimentär gewordenen Facettengliedern zugehörigen Sehzellen mit ihren langen ovalen Kernen in voller Ausdehnung erhalten sind, wurde bereits oben hervorgehoben.

Ganz eigenartig steht mit Rücksicht auf den Bau der Retina die Gattung *Arachnomysis* da (Taf. XX Fig. 2). Bei allen drei von mir erbeuteten Exemplaren (zwei älteren und einem jüngeren) ragten die Sehzellen nicht bis zu den Krystallkegeln heran, indem sie stark verkürzt einen mit klarer Flüssigkeit (c. v.) erfüllten Hohlraum zwischen sich und den Kegeln frei liessen. Da ich die Exemplare mit Sublimat und Chromosmiumsäure conserviert hatte, mit Mitteln also, welche bei den übrigen Gattungen die Retina tadellos erhielten, so glaube ich nicht, dass es sich hier um Schrumpfungserscheinungen handelt. Die kugligen Retinakerne häufen sich am distalen Ende der Sehzellen an.

Die Rhabdome liegen im Centrum der aus 7 Zellen gebildeten Retinula und zwar stets im Proximalabschnitt derselben. Im Vergleiche zu der Grösse der Sehzellen sind sie relativ kurz.

indem sie eine Länge von 0,05 bis 0,09 mm bei den einzelnen Arten erreichen. Sie sind, wie bereits Grenacher (1879 p. 121) erkannte, im Querschnitt annähernd quadratisch gestaltet (Taf. XIX Fig. 11 und 11 a) und setzen sich aus vier Segmenten zusammen, welche man bei Behandlung mit schwachen Chromsäurelösungen bisweilen in ganzer Länge zu isoliren vermag. Bald keulenförmig, bald stabförmig gestaltet laufen sie an ihrem proximalen Ende sich zuspitzend in einen feinen fadenförmigen Fortsatz aus, der bis zur Basalmembran *(membrana fenestrata)* reicht und an den Rhabdomen der Seitenfacetten (namentlich an jenen der rückgebildeten Facetten des Frontauges) in einem stumpfen Winkel sich absetzt. Querschnitte durch das Rhabdomfeld der Frontaugen, wie ich einen solchen nach mikrophotographischer Aufnahme in Fig. 11 der Taf. XIX von *Stylocheiron mastigophorum* darstelle, lehren, dass die Rhabdome in eleganten Curven angeordnet sind, welche nach drei Richtungen sich kreuzen. Auch an den Seitenaugen tritt dieselbe Anordnung hervor, wenn sie auch wegen der Krümmung sich nicht auf so weite Flächen verfolgen lässt, wie an Querschnitten durch das fast eben ausgebreitete Rhabdomfeld der Frontaugen. Dass übrigens die Rhabdome der Frontaugen nicht gleichmässig dick sind, tritt auf diesen Querschnitten deutlich hervor; die centralen Rhabdome — und zwar speciell die den functionirenden Facetten zugehörigen — sind breiter und stehen zudem in weiteren Abständen, als die den rudimentären Facetten zugehörigen peripheren. Auf dieses Verhalten wird in den allgemeinen Erörterungen über den Sehvorgang noch spezieller hingewiesen werden.

Bei der spärlichen Entwicklung des Retinapigmentes, das sogar den meisten Vertretern der Gattung *Nematoscelis* und allen Arten von *Stylocheiron* völlig mangelt, treten die Rhabdome in ungewöhnlicher Schärfe dem Beobachter entgegen. Ihre Plättchenstruktur ist bei einigermaassen genügender Conservirung stets wohl erhalten und lässt mannigfache Verschiedenheiten bei den einzelnen Gattungen erkennen. Am gröbsten ist sie bei den Mysideen ausgebildet, wo die Plättchen würfelförmige Abschnitte bilden, welche durch eine spärliche Zwischensubstanz getrennt werden. Bei *Arachnomysis* (Taf. XX Fig. 2 rh.) tritt dieses Verhalten besonders auffällig hervor: die Rhabdome erscheinen gekerbt und auf die grössten Rhabdome von 0,09 mm Länge kommen durchschnittlich 10 Plättchen. Etwas feiner ist die Struktur bei *Euphausia* (Taf. XVII Fig. 4), wo auf ein Rhabdom von 0,05 bis 0,06 mm Länge 7 bis 10 durch eine ganz dünne Lage Zwischensubstanz getrennte Plättchen kommen. Gelegentlich war der Distalabschnitt des Rhabdomes etwas gequollen (namentlich an Glycerinpräparaten) und sass wie ein Köpfchen dem Kegel auf; auch nahm ich hier im Centrum der Rhabdome eine Reihe glänzender Körnchen wahr (Fig. 4 a). Bei günstiger Beleuchtung liess sich an den einzelnen Plättchen — wenn auch nicht sehr scharf — eine feine quere Strichelung beobachten (Fig. 4 b). Weit feiner sind die Plättchen bei *Nematoscelis* und *Stylocheiron*; sie bilden hier dünne, stark lichtbrechende Scheiben (Taf. XVII Fig. 5), welche durch eine weniger stark brechende, nahezu gleich breite Zwischensubstanz getrennt werden; bei den in Fig. 5 dargestellten Rhabdomen einer *Nematoscelis*-Art fand ich das Rhabdom aus 16 Scheiben aufgebaut, deren einzelne im Mittel 0,002 mm dick ist. Noch feiner ist die Plättchenstruktur bei *Stylocheiron* (Taf. XIX Fig. 10) und den grossen Arten von *Nematoscelis* ausgebildet. Nach Grenacher (1879 p. 120) alterniren bei *Mysis* die Plättchen der im Leben roth gefärbten Rhabdome; ich habe ein derartiges Verhalten nicht beobachtet und fand stets die Plättchen der anliegenden Rhabdomsegmente in gleiche Höhe gestellt. Manchmal zerfiel sogar das Rhabdom an einzelnen Stellen durch Lockerung der Zwischensubstanz in isolirte quadratische Scheibchen.

Jene complicirte Verästelung einer in die Rhabdome eintretenden Nervenfaser, wie sie

Patten beschreibt und abbildet (1886 p. 629 ff., Taf. 31), habe ich nie wahrnehmen können, und ich hebe daher noch ausdrücklich hervor, dass der fadenförmig ausgezogene Proximalabschnitt des Rhabdomes (welcher bei den obigen Längenangaben eingerechnet wurde), entschieden keine Nervenfaser repräsentirt, sondern nach seinem optischen Verhalten aus derselben Substanz wie das Rhabdom besteht. Dagegen constatirt man, dass die Opticusfasern allseitig im Umkreise der Rhabdome die gefensterte Membran durchsetzen und in die Sehzellen eintretend ihnen ein feinstreifiges Aussehen in der Höhe der Rhabdome verleihen. Auf Querschnitten treten die Fasern als lichtbrechende Punkte, wie sie in Fig. 11 a der Taf. XIX dargestellt sind, scharf hervor.

Im Centrum der 7 Retinulazellen zieht sich, wie schon Grenacher bei *Mysis* beobachtete, ein feiner, stark lichtbrechender Axenfaden (*ax.*) von der Kuppe des Rhabdoms bis zur Spitze der Krystallkegel hin. Grenacher (1879 p. 118) neigt der Auffassung zu, dass der Faden eher in Beziehung zu den Krystallkegeln stehe, denn zu den Rhabdomen und auch Parker (1891 p. 102) stimmt dieser Ansicht bei, indem er geneigt ist, ihn für einen fadenförmigen Fortsatz der Kegel zu erklären. Nach meinem Dafürhalten repräsentirt er entschieden eine den Retinazellen zugehörige Bildung, welche dem stark verdünnten Distalabschnitt der Rhabdome vieler nächtlich lebender Arthropoden homolog ist. Der Axenfaden schmiegt sich mit kappenförmig verbreiterter Basis der Kuppe der Rhabdome an (Taf. XVII Fig. 4 und 7 ax.) und endet in einen (bei *Thysanoëssa* besonders schön entwickelten) trichterförmigen Abschnitt, welcher die Spitze der Krystallkegel concentrisch umfasst, ohne indessen in organischen Zusammenhang mit ihnen zu treten (Taf. XIX Fig. 12 inf.). Die Trichterbildung wird dadurch erklärlich, dass die Retinulazellen in der Höhe der Kegelspitzen auseinanderweichen und trichterförmig die letzteren umfassen. Der Axenfaden liegt demgemäss in seiner ganzen Länge im Centrum der 7 Retinazellen und steht ausser Connex mit den Krystallkegeln und Krystallzellen.

Eine von Grenacher's und meiner Auffassung durchaus abweichende Anschauung hat sich Patten (1886 p. 629, 643) über den gelegentlich zu einem dünnen Faden reducirten Rhabdomabschnitt gebildet. Nach ihm bildet er das Bindeglied zwischen dem basalen Rhabdomabschnitt und zwischen Krystallkegeln; er steht nicht nur mit dem ersteren, sondern auch mit den Kegeln in organischer Verbindung. Auf Grund dieses vermeintlich sicher gestellten Befundes werden die Krystallkegel als die distalen Verbreiterungen des Stäbchenelementes, als die percipirenden Elemente in Anspruch genommen.

Selbstverständlich erhalten in consequenter Durchführung dieser Ansicht die einzelnen Elemente des Facettengliedes andere Deutung und Bezeichnung. Vor allem macht Patten, indem er den fadenförmigen Proximalteil des Rhabdoms für einen Axialnerven erklärt, welcher vom Rhabdom bis zu den Krystallkegeln hinzieht, auf complicirte quere Nervenfibrillenzüge in den Krystallkegeln aufmerksam, welche die wahren percipirenden Endelemente darstellen sollen. Das Rhabdom erweist sich nach Patten als ein proximaler Fortsatz der Krystallkegel und die Krystallzellen sind die wahren Retinazellen (l. c. p. 670 ff.)

Auf diese Befunde hin wird die Müller'sche Theorie des musivischen Sehens, wie sie von Grenacher und Exner — wenn auch für manche Fälle modificirt — eingehender begründet wurde, für einen überwundenen Standpunkt erklärt. Jeder Krystallkegel, also jede Einzelfacette, percipirt ein umgekehrtes von der Cornea entworfenes Teilbild der Umgebung und die alte Gottsche'sche Hypothese wird auf die neuen histologischen Ergebnisse hin wieder zu Ehren gebracht.

Die Ansichten Patten's, bewundert von manchen, welche, dem modernen Zuge folgend, in der Erforschung feinster histologischer Details das alleinige Ziel zoologischer Bestrebungen erblicken, sind freilich wie ein Blendfeuerwerk versprüht. Keiner der neueren Beobachter hat die Nervennetze der Krystallkegel gesehen und manche — so z. B. Watase (1892) und Viallanes (1892) — haben sich noch speciell bemüht, den Nachweis zu führen, dass Krystallkegel und Rhabdome durchaus differente Bildungen repräsentiren, welche in keinem organischen Zusammenhang stehen. Wenn wir noch hinzufügen, dass Patten in einer neueren Mittheilung (1890 p. 354) sich nicht von dem Zusammenhang der Rhabdome und Krystallkegel bei Insekten überzeugen konnte, so dürfen wir es wohl mit Genugthuung begrüssen, dass die Anschauungen von Grenacher und Exner allmählich allgemein Eingang finden.

Aus den obigen Mittheilungen geht hervor, dass wir es bei den Schizopoden mit einem relativ einfachen Aufbau der Facettenglieder zu thun haben, welcher im Grunde genommen von dem bei den Dekapoden bekannt gewordenen Verhalten nur wenig abweicht. Da die grossen Facettenglieder der Frontaugen bei ihrem Pigmentmangel besonders instruktive Untersuchungsobjekte abgeben, so mögen nochmals die Constituenten einer Einzelfacette im Zusammenhange vorgeführt werden. Sie setzen sich zunächst aus zwei Bildungszellen der Cornea zusammen, welche von den bisherigen Beobachtern übersehen wurden und mit sichelförmigen Kernen ausgestattet, die vier „Semper'schen Zellen“ überdachen. Von den letzteren bilden sich zwei zu den Krystallzellen aus, welche die zweigetheilten Krystallkegel abscheiden, während die beiden übrig bleibenden als einfache „Füllzellen“ von den bisher erwähnten umschlossen werden. Auf die Krystallzellen mit den Kegeln folgen dann noch die sieben Retinulazellen, welche die viertheiligen Rhabdome mit den Axenfäden ausscheiden. Im Ganzen erhalten wir also 13 Zellen als Constituenten eines Facettengliedes. Zu ihnen gesellen sich dann noch als interfacettäre Elemente die Irispigmentzellen. Will man sie bei Berechnung der in den Aufbau des Facettengliedes eintretenden Elemente in Anschlag bringen, so haben wir zu bedenken, dass jede der sechs ein Facettenglied umsäumenden Pigmentzellen drei benachbarten Gliedern angehört. Auf die Einzelfacette entfallen demgemäss noch zwei Irispigmentzellen und damit würde die Gesammtzahl der in den Aufbau des Facettengliedes eingehenden Zellen fünfzehn betragen. Ich möchte vermuthen, dass es sich in den oben angegebenen Zahlen um Grundzahlen handelt, die bei allen stieläugigen Krebsen wiederkehren. Denn die Retinapigmentzellen, welche allen oben erwähnten Schizopoden fehlen (die Pigmentirung knüpft ja bei ihnen, falls sie überhaupt auftritt, an die Retinazellen an), repräsentiren entschieden Bildungen *sui generis*, welche erst sekundär mit den Facettengliedern Beziehungen eingehen und unter Umständen völlig aus deren Verband durch Einwandern in das Augenganglion austreten. Auch scheinen die entwicklungsgeschichtlichen Befunde darauf hinzudeuten, dass die Retinapigmentzellen nicht den ektodermalen Wucherungen angehören, aus denen die Facettenglieder entstehen, sondern dass sie Mesodermzellen repräsentiren, welche secundär zwischen die Retinulazellen sich eindrängen.

Bei sämmtlichen von mir untersuchten Schizopoden wird die Zahl der Facettenglieder das ganze Leben hindurch vermehrt und der Umfang des Auges vergrössert. Es geschieht dies dadurch, dass am Rande der Front- und Seitenaugen Knospungszonen als ektodermale Wucherungen auftreten, wie sie Claus (1886 p. 41, Taf. VII Fig. 2 und 3) von jungen Exemplaren

des *Branchipus* zuerst beschrieb. Bei *Euphausia* finde ich diese Knospungszone am medialen (inneren) Rande der facettirten Augenpartie in nur geringer Ausdehnung entwickelt (Taf. XVII Fig. 2 x). Kommt es zur Theilung des Auges in Front- und Seitenaugen, so treten zwei Knospungszonen auf. Diejenige des Frontauges ist der Knospungszone von *Euphausia* homolog und liegt gleichfalls (wie Horizontalschnitte lehren) am medialen Rande der facettirten Partie. Ich finde sie besonders breit bei den *Nematoscelis*-Arten entwickelt, wo sie sich dicht an die durch lang oval ausgezogene Kerne charakterisirte Knospungszone für das Augenganglion anschmiegt. Auch am Frontauge aller Vertreter der Gattung *Stylocheiron* lässt sich an der medialen Fläche leicht die Knospungszone nachweisen (Taf. XIX Fig. 1 x). Um durch einige specielle Angaben die während der Geschlechtsreife ständig sich vollziehende Verbreiterung des Frontauges zu illustriren, so hebe ich hervor, dass jüngere geschlechtlich thätige Exemplare auf einem in der Längsrichtung resp. in der Horizontale geführten Hauptschnitte nur drei fertige Facettenglieder aufweisen (Taf. IX Fig. 1). Das kegelförmig sich zuspitzende Frontauge der jüngeren Exemplare wird nun dadurch in ein cylindrisches übergeführt, dass aus der Knospungszone sich ständig neue Facettenglieder zugesellen; so trifft man auf den angegebenen Hauptschnitten späterhin sieben (Taf. XIX Fig. 1) bis neun (ibid. Fig. 2) funktionirende Facettenglieder an. Mehr als neun ausgebildete Facettenglieder habe ich auf Hauptschnitten durch die Frontaugen älterer Exemplare von *Stylocheiron mastigophorum* nicht nachweisen können. Weit ausgiebiger erweist sich die Verbreiterung des Frontauges unter Mitwirkung der Knospungszone bei den Arten der Gattung *Nematoscelis*; das schöne Frontauge von *N. mantis* weist auf einem Hauptschnitte nicht weniger denn 18—20 Facettenglieder auf (Taf. XVIII).

Auch das Seitenauge nimmt an Umfang vermittelst einer Knospungszone (x^1) ständig zu. Sie liegt niemals an jenem Rande, welcher an das Frontauge anstösst, sondern an dem der Innenfläche des Augenganglions und dem Leuchtorgane zugekehrten. In direkter Umgebung des Leuchtorganes ist allerdings die Knospungszone nur unansehnlich entwickelt, während sie an allen dem Augenganglion zugewendeten Partien breit auftritt.

In den Knospungszonen sondern sich die mehrschichtigen ektodermalen Zellwucherungen in senkrecht stehende Pfeiler, deren jeder ein Facettenglied bildet. Die Zellen mit ihren Kernen liegen annähernd in gleicher Höhe und liefern in jedem Pfeiler die bekannten Constituenten eines Facettengliedes. Das Irispigment wird erst spät, nämlich dann, wenn der den functionirenden Facettengliedern anliegende Pfeiler einen bereits weit entwickelten Krystallkegel ausgebildet hat, ausgeschieden. Die Krystallkegel erscheinen in ihrer ersten Anlage, wie dies Grenacher bereits erkannte (1879 p. 118), als kuglige aus zwei getrennten Hälften bestehende lichtbrechende Tröpfchen, welche bald die Kegelform annehmen und einen oft fadenförmig ausgezogenen Proximaltheil erkennen lassen.

Im Grunde genommen handelt es sich bei der Vergrösserung des Facettenauges durch Knospungszonen um denselben Vorgang, wie bei der Embryonalentwicklung. Nach Nusbaum (1887), Herrick (1893 p. 450) und Parker (1890 p. 34) besteht die erste Anlage des Facettenauges aus einer soliden mehrschichtigen Ektodermscheibe, in welcher sekundär die Zellen sich zu radiär ausstrahlenden Pfeilern (den Anlagen der Facettenglieder) anordnen. Die Knospungszonen repräsentiren einen Theil dieses embryonalen Gewebes, welches ständigen Zuwachs durch jugendliche, indifferente Ektodermzellen erhält und ebenso wie bei dem Embryo einen sekundären Zerfall in Facettenglieder einleitet. Niemals nimmt man wahr, dass das einzelne

Facettenglied durch eine selbständige Einfaltung gebildet wird und ich stimme daher durchaus Parker bei, wenn er auch in seiner neuesten Publikation (1895 p. 66) die Auffassung von Watase (1890), nach der die Facettenglieder als Einstülpungen der Hypodermis gelten sollen, zurückweist.

c. Topographie des Augenstieles.

Die nervösen Centren des Schizopodenauges haben durch Grenacher (1879 p. 120 bis 121) eine für ihre Zeit ganz vortreffliche Darstellung erfahren, welcher ich thatsächlich nur wenig hinzuzufügen wüsste. Da ich mich zudem überzeugte, dass gerade die Mysideen ein für Erkenntniss des Faserverlaufs in den optischen Ganglien besonders geeignetes Objekt abgeben, so beschränke ich mich auf den Hinweis, dass die Verhältnisse bei den Euphausiden insofern nicht so klar hervortreten, als der Augenstiel verkürzt ist und daher die vier Augenganglien sich eng an einander drängen (Taf. XVII Fig. 2 $ga^{1\cdots4}$). Wie sich nun der mächtige Ganglienbelag mit den Fibrillenzügen der von Ganglienzellen freien centralen Substanz in Beziehung setzt, wie die Fasern in den einzelnen Centren sich kreuzen — darüber habe ich zwar an einzelnen Stellen einen nothdürftigen Aufschluss erhalten, der indessen zu einem befriedigenden Gesammtbilde sich nicht vereinigen lässt. Ich glaube daher, dass dem Leser mit einer weitläufigen Darstellung dieser Verhältnisse kaum gedient sein dürfte und das um so mehr, als erst kürzlich Parker (1895 p. 37 ff.) an der Hand der für das Nervensystem neuerdings eingeführten Golgi'schen und Methylenblau-Methode den Faserverlauf im Auge des Flusskrebses schilderte.

Ein Blick auf die Abbildungen mag jedenfalls für die monströse Entwicklung des Ganglienbelags, wie er im Umkreise des distalen (vierten) Augenganglions auftritt, Zeugniss ablegen (Taf. XVII Figur 5, Taf. XIX Fig. 2). Bei den Gattungen *Thysanoëssa*, *Nematoscelis* und *Stylocheiron* wird geradezu durch die gewaltige Entwicklung der ganglionären Substanz die von Facettengliedern freie Augenfläche kuglig aufgetrieben. Die Nervenfasern, welche aus dem mehrfach geschichteten distalen Ganglion zu der Retina ausstrahlen, sind bei den mit Front- und Seitenaugen ausgestatteten Formen zu einzelnen Bündeln angeordnet, welche man bei *Stylocheiron* namentlich auf Aequatorialschnitten (Taf. XIX Fig. 1, Fig. 10) in ihrer ganzen Ausdehnung vor sich hat. Sie zerfasern sich kurz vor ihrem Durchtritt durch die *membrana fenestrata* in kleinere Bündel, welche bei *Nematoscelis rostrata* und bei *Brutomysis Vogtii* von Pigment umgeben waren (Taf. XVII Fig. 5, Taf. XX Fig. 1).

Eine für die Gattung *Stylocheiron* besonders charakteristische Bildung gibt ein breites aus verfilzten Lamellen bestehendes Band ab, welches von dem Ringwall an längs der dorsalen Fläche des Frontauges hinzieht und bis zum Leuchtorgan verstreicht (Taf. XIX Fig. 2 sept.). Auf Querschnitten (ibid. Fig. 11) stellt es sich als ein 0,2 mm breites Band dar, welches eine völlige Scheidewand zwischen der ganglionären und der facettirten Partie des Auges herstellt. Zwischen den Lamellen nahm ich lediglich in der Nähe des Ringwalles langgestreckte Kerne wahr, welche vielleicht den sie ausscheidenden Bildungszellen zugehören. Ueber den physiologischen Werth dieser Einrichtung vermag ich mir schwer ein Urtheil zu bilden und ich kann nur hinzufügen, dass es schwach entwickelt auch bei *Nematoscelis* Taf. XVII Fig. 5 lam.) an den Ringwall sich ansetzt, ohne freilich bis zum Leuchtorgan vorzudringen.

Was den Gefässverlauf im Augenstiele anbelangt, so hat bereits Grenacher (1879 p. 120) darauf aufmerksam gemacht, dass in dem distalen Augenganglion unterhalb der Facetten bogenförmige Capillaren verlaufen. Späterhin verfolgte Claus eingehend den Gefässverlauf der Augenarterie von *Siriella* (1884 p. 8) mit ihrem reichen Capillarnetze im Umkreise der Augenganglien am lebenden Thier. Da mir die capillaren Verzweigungen an den Schnitten durch alle Augen der Euphausiden auffielen, so versuchte ich durch Combination der aus den Schnittserien gewonnenen Bilder einen Einblick zu erhalten. Erleichtert wurde mir das Studium dadurch, dass bei einzelnen Exemplaren von *Nematoscelis* die feinkörnige Blutmasse sich scharf von den ganglionären Centren abhob.

Die Augenarterie vermochte ich im Augenstiele auf den Schnitten durch das Auge von *Nematoscelis mantis* nur eine kurze Strecke weit zu verfolgen. Es scheint mir, dass sie bald zu Lakunen sich ausweitet, deren Anordnung in der Höhe des distalen Ganglions ich auf Fig. 11 der Tafel XII nach combinirten Schnitten darzustellen versuchte. Die gesammte ganglionäre Augenpartie ist gewissermaassen in einen weiten Blutsinus eingesenkt, der an verschiedenen Stellen den mächtigen distalen Ganglienbelag durchsetzt, um sowohl den Dorsalabschnitt des Frontauges (soweit er an die Ganglienmasse angrenzt), wie auch das Leuchtorgan zu umspülen. Dass in das letztere Capillargefässe eindringen, wurde bereits oben (p. 203) bei Schilderung der Augenorgane hervorgehoben. Von zwei Seiten her erfolgt nun eine capilläre und ungemein reizvolle Vascularisirung der an die Facettenglieder angrenzenden Region des distalen Augenganglions. Es dringen nämlich unterhalb der Rhabdome sowohl von dem medialen wie von dem nach Aussen gewendeten Rande der an die Facettenglieder anstossenden ganglionären Partie starke Stämme zwischen die Opticusfasern vor, welche sich allmählich in feinere Capillaren auflösen und bogenförmig dicht unterhalb der Retina verstreichen. Auf Längsschnitten durch die Augen von *Nematoscelis* und *Stylocheiron* findet man die Querschnitte der Capillargefässe namentlich unterhalb des Seitenauges in sehr regelmässiger zickzackförmig alternirender Anordnung (Taf. XVII Fig. 5 v' Taf. XVIII Fig. 1 und 2, v, v'. Taf. XIX Fig. 1 und 2 v. v').

Bei den kleineren Arten von *Nematoscelis* (*N. Sarsi*, *N. rostrata*) vermochte ich auf günstig geführten Horizontalschnitten die Augenarterie bis zur facettirten Region zu verfolgen. Sie scheint sich bei ihnen nicht so frühzeitig in Lakunen auszuweiten wie bei *N. mantis*, da man sie deutlich von der Wurzel des Augenstieles an auf der Aussenseite wahrnimmt, bis sie in Begleitung gleich zu erwähnender Muskelbündel ausserhalb des Leuchtorganes das dicke Ganglienpolster durchsetzt und unterhalb des Seitenauges (von dessen dem Leuchtorgane zugekehrten Rande aus) sich in die Capillaren auflöst.

Bei *Euphausia* sind die Capillaren (v) unterhalb der Facettenglieder von stärkerem Caliber; sie anastomosiren gelegentlich mit einander und einzelne entsenden auch Aeste hinter die Ganglienlage, welche kapuzenförmig das vierte Augenganglion durchsetzt. Ziemlich reichlich treten sie weiterhin zwischen dem vierten und dritten Ganglion auf, während nur spärliche Aeste zwischen den übrigen ganglionären Anschwellungen des Sehnerven zur Beobachtung gelangen. Innerhalb der fibrillären Grundsubstanz der drei proximalen Ganglien habe ich keine Capillaren beobachtet, dagegen werden sie, ähnlich wie dies Claus von *Siriella* schildert, an ihrer Peripherie von Capillaren umsponnen. An der Innenseite des Augenstieles vermochte ich die *arteria ophthalmica* bis zur facettirten Region zu verfolgen, wo sie sich in die Capillaren auflöst (Taf. XVII Fig. 2 a. ophth.). Auf der gegenüberliegenden Seite gelang es mir nicht mit ähnlicher Schärfe

ein stärkeres, die Capillaren entsendendes Gefäss nachzuweisen. Die oval gestreckten Kerne der Blutgefässe treten sowohl an den Capillaren wie an den stärkeren Stämmen (auch am Saume der lakunenartigen Verbreiterungen bei *Nematoscelis mantis*) deutlich hervor.

Was endlich die Muskulatur des Augenstieles anbelangt, so besteht sie bei *Euphausia* aus zwei kräftigen Bündeln, von denen der eine am inneren (medialen), der andere am äusseren Rande des Stieles bis zur facettirten Region des Auges verstreichen (Taf. XVII Fig. 2 mu.). An der Wurzel des Augenstieles kreuzen sich die beiden Bündel. Die gewaltige Entwicklung des Augenganglions bringt es mit sich, dass bei den Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron* der aus Ganglienzellen gebildete Belag von den Augenmuskeln direkt durchsetzt wird. Der zum äusseren Rande des Auges verstreichende Muskel bleibt schlank und ungetheilt, während der längs des medialen Randes verlaufende und mit dem ersteren sich kreuzende in drei Bündel auslauft (Taf. XII Fig. 11 mu.). Längsschnitte durch die Augen zeigen, dass der am Aussenrande sich inserirende ungetheilte Muskel höher liegt, als der stets von einem Blutsinus begleitete dreigetheilte (Taf. XVII Fig. 5, Taf. XIX Fig. 2 mu und mu'). In dem langen Augenstiele von *Arachnomysis* sind die beiden Muskeln in mehrere zickzackförmig sich kreuzende Bündel aufgelöst.

---

2. Der Sehvorgang im Auge der Tiefsee-Schizopoden.

Die Augen der von mir untersuchten Mysideen und Euphausiden erfüllen alle Bedingungen, welche nach den feinen Beobachtungen Exner's (1891) nothwendig sind für das Zustandekommen eines Superpositions-Bildes, d. h. eines aufrechten Bildes, bei dem die den einzelnen Facettengliedern zugehörigen Lichtmassen in der Ebene der Netzhaut zu einem grossen Theile übereinander fallen. Ein Superpositionsbild ist nur möglich in Augen, in denen sich zwischen dem dioptrischen Apparat und der empfindlichen Schichte der Netzhaut eine dickere Lage durchsichtigen Gewebes in einer solchen Anordnung findet, dass ein Netzhautelement von Strahlen, die aus mehreren Kegelspitzen austreten, getroffen werden kann (Exner 1891 p. 75). Es darf von vornherein erwartet werden, dass ein Superpositionsbild, welches vor dem (den Joh. Müller'schen Vorstellungen entsprechenden) Appositionsbild den Vorzug grösserer Lichtstärke aufweist, im Auge jener Crustaceen Verwerthung findet, welche in den dunkelen Tiefenregionen schweben. In besonderem Maasse trifft dies für die Frontaugen von *Nematoscelis mantis* und der Gattung *Stylocheiron* zu, welche bei der enormen Vergrösserung der Facettenglieder, bei der weiten Entfernung zwischen den Linsencylindern und Rhabdomen und bei dem Mangel eines Retinapigmentes in vollendeter Weise die Charaktere von Dunkelaugen erkennen lassen. Die genannten Frontaugen sind überhaupt die vollkommensten Dunkelaugen, von denen wir bis jetzt Kenntniss haben und so dürfte es angezeigt sein, einige biologische Bemerkungen über dieselben einzuflechten.

Zunächst verdient die bemerkenswerthe Thatsache Erwähnung, dass das Auge der Tiefsee-Euphausien in zwei Abschnitte zerfällt, deren einer — das Seitenauge — die von den Leuchtorganen belichteten Objekte wahrnimmt, deren anderer — das Frontauge — Gegenstände sieht, welche von den Lichtkegeln der dem betreffenden Individuum zukommenden Leuchtorgane nicht betroffen werden. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die obigen Bemerkungen (p. 205) über die Drehungen der Leuchtorgane, welche es ausgeschlossen sein lassen, dass die vom Thiere selbst erzeugte Phosphorescenz dem Frontauge direkt dienstbar gemacht wird. Das Frontauge wird, falls die in seinen Gesichtskreis gelangenden Organismen nicht phosphoresciren, im Allgemeinen nur schattenhaft verschwommene Umrisse wahrnehmen. Dies gilt in besonderem Maasse für das Frontauge von *Stylocheiron mastigophorum*, welches bei der geringen Zahl von 30—60 Facettengliedern und bei den relativ weiten Zwischenräumen zwischen den Rhabdomen schwerlich ein detaillirtes Bild wahrzunehmen vermag. Weit günstiger ist das grosse Frontauge von *Nematoscelis mantis* mit etwa 300 Facettengliedern und den dicht aneinander gedrängten Rhabdomen für Perception specialisirter Bilder eingerichtet.

In jeder Hinsicht sind die Seitenaugen mit ihren Tausenden schmaler Facettenglieder, welche nahezu eine Kugelschale bilden, für Wahrnehmung nicht verzerrter und detaillirter Bilder am günstigsten gestellt.

Um ein specielles Beispiel anzuführen, so sei bemerkt, dass die Corneafacetten des Seitenauges von *Stylocheiron mastigophorum* nur ein Drittel so breit sind wie die Facetten des Front-

auges. Die Rhabdome des Seitenauges stehen demgemäss weit enger gedrängt und die Leistungsfähigkeit des Seitenauges — was die Specialisirung des Bildes anbelangt — überbietet diejenige des Frontauges um das Dreifache.

Exner verdanken wir ausser seinen Darlegungen über die Dioptrik der Facettenglieder auch noch die interessante Entdeckung der Pigmentwanderung im Licht- und Dunkelauge. Er weist darauf hin, dass bei allen Arthropoden, welche mittels Superpositionsbilder im Hellen und im Dunkeln sehen, sinnfällige Verschiebungen des Iris- und Retinapigments stattfinden. Bei der Belichtung wandert das Irispigment nach hinten (in proximaler Richtung), während umgekehrt das Retinapigment (oft aus den unterhalb der Retina gelegenen Schichten) bei Crustaceen aufsteigt und die vorderen Enden der Rhabdome umscheidet. Die Folge ist, dass ein grosser Theil der einfallenden Strahlen im grellbelichteten Auge absorbirt wird, während sie umgekehrt im Dunkelauge ungehindert die Retina durchsetzen.

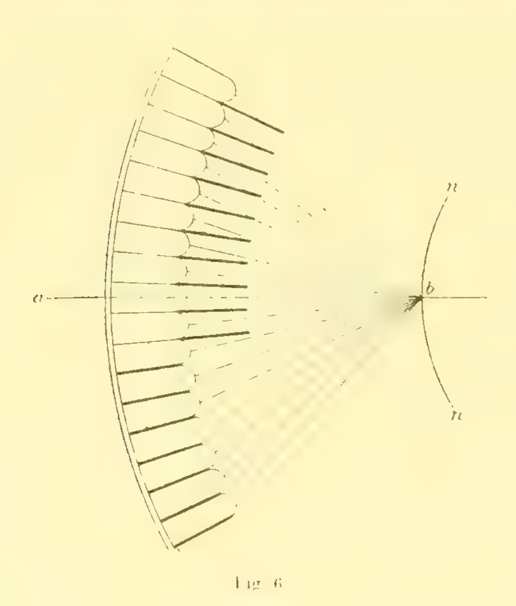


Fig. 6

Zur Orientirung des mit den neueren Ergebnissen über die Physiologie des Facettenauges nicht vertrauten Lesers gebe ich die Copie einer schematischen Darstellung von Exner, welche in anschaulicher Weise die Wirkung der Irispigmentverschiebung versinnlicht. In dem Holzschnitte 6 ist in dem oberen Theile die Lichtstellung, in dem unteren die Dunkelstellung des Irispigmentes versinnlicht. Wenn nun aus der Richtung *a* von einem entfernten Punkte ausgehend Lichtstrahlen annähernd parallel auf die Cornea auffallen, so werden sie durch die als Linsencylinder wirkenden Krystallkegel sich in dem Punkte *b* zum Bilde auf der Netzhaut *n—n* vereinigen. Wir erhalten also einen sehr lichtstarken, durch „Superposition" erzeugten Bildpunkt *b*. Nimmt nun bei greller Belichtung das Irispigment durch Wanderung die in der oberen Hälfte der Figur angedeutete Lichtstellung ein, so ist leicht ersichtlich, dass ein Theil der Strahlen durch das Pigment absorbirt wird und nicht zum Bildpunkt gelangt. Denkt man sich nun, dass bei greller Belichtung das in der obigen Figur nicht dargestellte Retinapigment aus den hinter den Rhabdomen gelegenen Partieen aufsteigt und dem Irispigment in distaler Richtung entgegenwandert, so würde jedes Facettenglied von den Krystallkegeln an völlig mit Pigment umscheidet sein. Der Effekt liegt auf der Hand: das Superpositionsbild wird in ein Appositionsbild übergeführt, indem nur die auf den Krystallkegel senkrecht auffallenden Strahlen zum Rhabdom gelangen, alle aus den benachbarten Facettengliedern zum Punkte *b* gebrochenen Strahlen hingegen durch das Pigment absorbirt werden.

Mit Exner's Befunden stimmen sehr wohl die unabhängig von ihm angestellten Experimente von Frl. Szczawinska (1891 Figuren 1 u. 2 Tafel XVI und 1, 2, 10, 11 Taf. XVII) an Crustaceenaugen überein. Da ich selbst Gelegenheit hatte, die Präparate der genannten Dame

zu studiren und mich von der exakten Durchführung der Experimente zu überzeugen.[1]) so kann ich in jeder Hinsicht den Ausspruch Exner's bestätigen, dass die Facettenaugen sich in höherem Grade durch ihre Pigmentwanderungen den verschiedenen äusseren Helligkeiten anpassen, als es das Wirbelthierauge durch seine Iris vermag. Ich will nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, dass in einer soeben erschienenen Publikation von Parker (1895 p. 24—26) die Angaben Exner's über die Pigmentwanderungen in der Hauptsache durchaus bestätigt werden. Parker hat zudem die Experimente Exner's weitergeführt und an in geeigneter Weise behandelten Flusskrebsaugen (deren gesammte Facettenlage intakt gelassen wurde) durch direkte Beobachtung den Nachweis geführt, dass bei belichteten Augen ein aufrechtes Appositionsbild in der Höhe der Rhabdome entsteht (ibid. p. 35—36).

Wenn wir uns nun an der Hand der Exner'schen Ergebnisse die Bedingungen versinnlichen, unter denen pelagische Organismen ihre Lebensarbeit verrichten, so dürfen wir von vornherein erwarten, dass Pigmentverschiebungen nur solchen zukommen, welche an der Oberfläche leben oder gleichzeitig an der Oberfläche und in der Tiefe verbreitet sind, dass hingegen bei allen echten Tiefenbewohnern Pigmentverschiebungen in Wegfall gekommen sind resp. dass die Pigmentvertheilung in der für das Dunkelauge charakteristischen Anordnung durchgeführt ist. In denkbar vollkommener und wegen ihrer unerwarteten Sinnfälligkeit mir geradezu überraschender Weise ist dies Verhalten an den Augen von *Nematoscelis mantis* und der *Stylocheiron*-Arten durchgeführt: Das Retinapigment, welches ja überhaupt funktionell für Tiefseeorganismen belanglos wäre, ist in Wegfall gekommen und das Irispigment zeigt constant die Dunkelstellung. Ich habe nun in dem vorigen Kapitel darauf hingewiesen, dass gelegentlich diese Tiefseeformen auch vereinzelt bis an die Oberfläche gelangen und habe auch auf die Bedingungen aufmerksam gemacht, unter denen dies geschieht. Indem ich bezüglich der letzteren auf meine früheren Ausführungen verweise (p. 142), bemerke ich, dass ich die Augen des von mir bei Tage an der Oberfläche (bei den Canarischen Inseln) erbeuteten Exemplares von *Stylocheiron mastigophorum* in Schnitte zerlegte, ohne indessen eine Verschiebung des Irispigmentes wahrzunehmen. Sicherlich schwebte das Exemplar so lange in intensiv belichteten Regionen, dass Pigmentwanderungen hätten eintreten müssen, falls sie überhaupt dem Thiere zukämen. Ebenso habe ich die bei Tag und zwar bei greller Belichtung mit den Tiefennetzen erbeuteten Exemplare mit jenen verglichen, die ich bei nächtlichen Zügen fing (die Protokolle der Fänge enthalten alle hierauf bezüglichen Daten), ohne dass Differenzen sich ergeben hätten.

Das Auftreten von Retinapigment in der Umgebung der Rhabdome und längs der Sehnervenäste bei den *Euphausia*-Arten, bei *Nematoscelis rostrata*, *Thysanoëssa gregaria* und *Bentheuphausia*(?) *Vogtii* deutet hingegen darauf hin, dass diese Organismen sich gelegentlich in belichteten Regionen aufhalten.

Wenn nun die hier geäusserten Vorstellungen das Richtige treffen — und ich weise ausdrücklich darauf hin, dass sie mit den in der Einleitung zum vorigen Kapitel p. 139—143 mitgetheilten Ergebnissen über die vertikale Verbreitung pelagischer Organismen in Einklang stehen — so gelingt es, ein untrügliches Merkmal für die Augen der Tiefsee-Crustaceen in der Ver-

[1]) Die an Insekten an Arachniden angestellten Experimente von Micheline Stefanowska (La distribution histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes sous l'influence de la lumière directe et de l'obscurité complète in: Recueil Zoolog. Suisse T. V 1889) sind wenig zuverlässig und theilweise den Ergebnissen von Exner und Szczawinska direkt entgegengesetzt.

theilung des Pigmentes zu erkennen. Ich darf es geradezu als das wesentliche Ergebniss meiner Untersuchungen bezeichnen, dass die biologische Eigenart pelagischer Crustaceen ihren getreuen Spiegel im feineren Bau des Auges findet. Pelagisch flottirende Schizopoden, welche auf den ständigen Aufenthalt in den dunklen Tiefenregionen angewiesen sind, entbehren des Retinapigmentes. Der Mangel des Retinapigmentes weist unzweideutig auf die Tiefsee-Natur des betreffenden Organismus hin.

Was nun die Anordnung des Irispigmentes bei den Tiefsee-Schizopoden anbelangt, so ergeben sich wesentliche Differenzen zwischen Front- und Seitenaugen lediglich bei den *Stylocheiron*-Arten. An den Seitenaugen umscheidet es fast den ganzen Krystallkegel, während es an den Frontaugen nur einen schmalen Ring am unteren Drittel der Kegel bildet. Es liegt auf der Hand, dass eine derartige Anordnung des Irispigmentes bei gleichzeitigem Mangel des Retinapigmentes eine Ueberempfindlichkeit des Auges gegen grelle Belichtung bedingt. Das Frontauge bietet uns den conträren Gegensatz zu dem Tagesauge vieler Insekten mit Appositionsbildern dar. Während die letzteren nachtblind sind und in der Dunkelheit nicht sehen, so sind wir wohl im Recht, wenn wir die mit den oben geschilderten Frontaugen ausgestatteten Crustaceen für „tagblind" erklären und ihnen das deutliche Sehen in belichteten Regionen absprechen. Gerade dieser Umstand mag es vorwiegend bedingen, dass die genannten Euphausiengattungen belichtete Regionen meiden und an die Tiefe gebannt sind.

Als Compens für den Mangel des Pigmentes ist nun offenbar die für Wasserthiere fast befremdliche Wölbung der Cornea eingetreten. Es wäre irrthümlich, aus diesem Verhalten den Schluss zu ziehen, dass die Augen der Tiefsee-Formen nur nahe Gegenstände wahrnehmen. Die Einzelfacette gleicht stets einem auf Unendlich eingestellten astronomischen Fernrohr; die Hauptstrahlen gelangen zu dem Rhabdom, gleichgiltig ob die Cornea gewölbt oder flach ist. Wohl aber kommt die sammelnde Kraft der Linse, zumal wenn dieselbe halbkugelig hervorgewölbt ist, für die Seitenstrahlen in Betracht. Wenn auch der Brechungsexponent der Cornea sich vielleicht nur wenig von jenem des Seewassers unterscheidet (Unterschiede müssen vorhanden sein, wenn die Corneawölbung überhaupt einen Sinn haben soll), so werden doch die Seitenstrahlen gegen den Krystallkegel gebrochen und durch die eigenthümliche Wirkung dieser Linsencylinder den Rhabdomen zugeführt. Die Zusammensetzung der Cornea aus mehreren schalenförmig ineinandergreifenden Chitinlagen trägt sicher dazu bei, die Brechung der schräg einfallenden Strahlen zu unterstützen. Jedenfalls können Strahlen, welche im gewöhnlichen Auge bei mangelnder Krümmung der Cornea durch das Pigment absorbirt werden, den percipirenden Elementen zugeführt werden: gewiss eine sinnreiche Einrichtung für ein Auge, indem alles auf Nutzbarmachen einfallender Strahlen, wenig auf Detaillirung des Bildes ankommt.

Immerhin ist nicht zu leugnen, dass in den so kärglich mit Pigment ausgestatteten Frontaugen mit ihren nach Art der nächtlich lebenden Insekten enorm verlängerten Facettengliedern sehr starke Zerstreuungskreise um die einzelnen Bildpunkte auftreten werden. Exner hat bereits darauf aufmerksam gemacht, dass solche Zerstreuungskreise nicht nur in den Augen mit Superpositionsbild, sondern selbst auch in jenen mit Appositionsbild auftreten müssen, und scharfsinnig, wie seine ganzen Darlegungen sind, sucht er nachzuweisen, dass die Zerstreuungskreise vorzüglich das Erkennen von Bewegungen unterstützen. Es liegt nun auf der Hand, dass in einem Auge mit mangelndem Retinapigment ein schräg auf die Kuppe eines Rhabdomes auffallender Strahl ungehindert in seinem weiteren Verlauf noch benachbarte Rhabdome treffen und

in Erregungszustand versetzen kann. In dem Frontauge mit seinen relativ langen Rhabdomen wird sich ein ungewöhnlich breiter Zerstreuungskreis bilden, welcher dem Thier die Annäherung von Objekten — wenn auch nur in schattenhafter Verschwommenheit — verräth. Unterstützt wird dieses Vermögen dadurch, dass in dem Frontauge von *Stylocheiron* im Umkreis jener Rhabdome, welche den mit Krystallkegeln versehenen Facettengliedern zugehören, noch eine ungewöhnlich grosse Zahl von Sehstäben wohl entwickelt und offenbar auch funktionsfähig auftritt, welche — wie der Verlauf der Achsenfäden beweist — den rudimentär gewordenen Seitenfacetten angehören. Um eine Vorstellung von diesem Verhalten zu geben, so bilde ich im beiliegenden Holzschnitt Fig. 7 nach einer Mikrophotographie einen Querschnitt durch das Rhabdomfeld desselben Auges ab, dessen obere Partie in Fig. 9 der Tafel XIX dargestellt wurde. (Vergl. auch die Figur 11 der Taf. XIX).

Man constatirt, dass die zu den 34 ausgebildeten Facettengliedern gehörigen Sehstäbe (welche in dem nebenstehenden Holzschnitte durch eine punktirte Linie umrandet wurden) nur einen kleinen Theil des gesammten Rhabdomfeldes mit seinen in Kurven angeordneten Rhabdomen abgeben. Würde das Frontauge, statt trichterförmig sich zu verbreitern, cylindrisch gestaltet sein und nur so viele Rhabdome enthalten, als funktionirende Krystallkegel ausgebildet sind, so müsste ein grosser Theil schräg einfallender Strahlen an den Wandungen des Cylinders durch das Pigment absorbirt werden. Bei der vorliegenden Form des Auges treffen indessen schräg einfallende Strahlen die seitlichen Rhabdome, indem sie gleichzeitig wiederum Zerstreuungskreise bedingen: ein neues Zeugniss dafür, dass im Dunkelauge der Tiefseeformen eine möglichst grosse Zahl einfallender Strahlen für den Sehvorgang nutzbar gemacht wird. Die Region schärfster Perception im Rhabdomfelde wird immerhin jene sein, welche die den funktionirenden Facettengliedern angehörigen Rhabdome umfasst; sie verhält sich — wenn der Vergleich gestattet ist — wie die Macula lutea zur Netzhautperipherie.

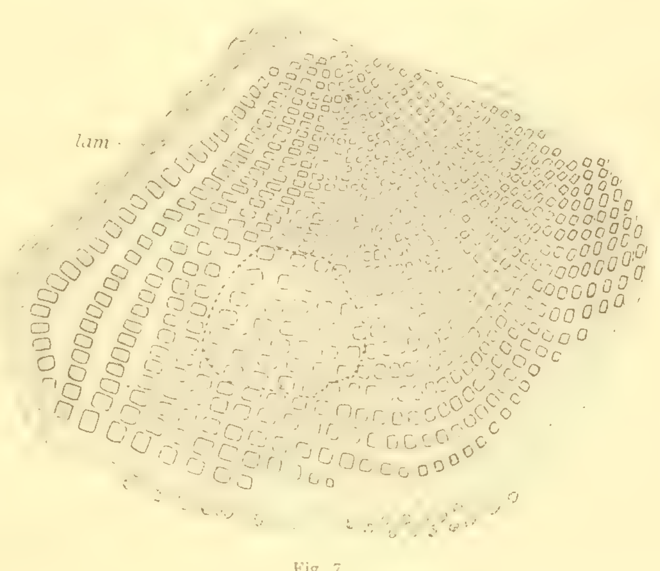


Fig. 7.

Unter den gesammten Schizopoden steht, auch im Hinblick auf den Sehvorgang, am eigenartigsten die Gattung *Arachnomysis* da. Durch den Wegfall des Seitenauges (Taf. XX Fig. 2) ist ihr die Möglichkeit benommen, detaillirte Bilder zu sehen, und indem die Retina sich verkürzt und einen mit klarer Flüssigkeit erfüllten Hohlraum frei lässt, sind die Facettenglieder als geschlossene Einheiten nicht mehr vorhanden. In physiologischer Hinsicht dürfte es freilich gleichgiltig sein, ob bei einem des Retinapigmentes entbehrenden Frontauge die durchsichtigen Retinulä bis zu den Krystallkegeln reichen oder nicht: Superpositionsbilder und Zerstreuungskreise entstehen ebenso wie in den Frontaugen mit geschlossenen Facettengliedern.

Der Abriss, welchen ich über den Bau und die Leistung der Augen von Schizopoden gegeben habe, mag vielleicht den Leser überzeugt haben, dass es nur auf dem Wege des Vergleiches gelingt, ein volles Verständniss für die morphologische und physiologische Eigenart der Tiefseeaugen zu gewinnen. Die Anpassungen, welche dahinführten, dass das für Wahrnehmung bei Tag und Nacht eingerichtete Kugelauge der Flachwasser-Mysideen und der Euphausidengattungen *Thysanopoda*, *Nyctiphanes* und *Euphausia* in ein zweigetheiltes Dunkelauge übergeführt wurde, lassen sich schrittweise verfolgen, und ich glaube im vorigen Kapitel (p. 181 189) mit guten Gründen nachgewiesen zu haben, dass die phyletische Entwicklung der Tiefsee-Schizopoden in diesem Verhalten ihren Ausdruck findet.

- -

3. Die Augen der Sergestiden.

Taf. XX Fig 3—8.

Nach den Erörterungen über den Bau und die Leistung des Schizopodenauges scheint es mir angezeigt, bei einigen pelagischen Crustaceen auf Facettenaugen hinzuweisen, welche durch die Abweichung von der normalen Kugelgestalt Interesse erwecken dürften. Wenn ich in erster Linie die **Sergestiden** herausgreife, so geschieht dies nicht nur aus dem Grunde, weil sie eine durch hochpelagische Lebensweise ausgezeichnete Familie repräsentiren, sondern auch, weil durch meine früheren Untersuchungen (1887 p. 33, 1889 p. 20) bekannt geworden ist, dass einzelne Vertreter der Gattung *Sergestes* die grösseren Tiefen bevorzugen. Ein jugendliches Exemplar des durch die exorbitante Länge seiner Antennen ausgezeichneten *Sergestes (Sergia) magnificus* Chun fand ich im Inhalt des in ca. 800 m versenkten Schliessnetzes vor *Ischia* und eine vielleicht *S. longirostris* Sp. Bate zugehörige Larve im Schliessnetz aus 500 m bei der Überfahrt nach den Canaren. Da nun regelmässig die in grössere Tiefen versenkten offenen Netze Sergestiden und deren Larvenformen enthielten, so dürfte die Annahme wohl nicht von der Hand zu weisen sein, dass sie einen Bestandtheil der in dunklen oder nur von Dämmerlicht erleuchteten Regionen schwebenden Fauna ausmachen.

Mit diesen Befunden stimmen diejenigen der Plankton-Expedition insofern überein, als *Sergestes Atlanticus* M. Edw. in einem Schliessnetzfang aus 700—500 m und eine Sergestidenlarve sogar in der bedeutenden Tiefe von 3450 – 3250 m erbeutet wurde (Ortmann 1893 p. 59 u. 70). Dabei geriethen sowohl auf der Plankton-Expedition, wie auf der Fahrt des „Albatross" im pacifischen Ocean Sergestiden häufig in die offenen Tiefennetze. Wenn freilich die Nachrichten über die Tiefenverbreitung der Sergestiden relativ spärlich fliessen, so liegt dies wesentlich daran, dass sie mehr vereinzelt und nicht in solchen Schwärmen wie die Euphausiden im Ocean verbreitet sind.

Was nun die Augen der Sergestiden anbelangt, so zeigt schon ein Blick auf die der Monographie von Kroyer (1859) beigegebenen Abbildungen, dass sie häufig von der Kugelform abweichen. Kuglig gestaltete Augen, die zudem von mässiger oder nur geringer Grösse sind (*Sergestes Frisii* Kr., *S. cornutus* Kr.), scheinen sogar seltener vorzukommen, als eiförmig gebildete.[1])

Ebenso wie die Form der Augen schwankt auch die Länge des Augenstieles bei den einzelnen Arten. Im Allgemeinen ist er kurz bei den mit Kugelaugen ausgestatteten, lang hingegen bei den durch eiförmige Augen ausgezeichneten Formen. Die letzteren sind es nun, welche vorwiegend unser Interesse in Anspruch nehmen und deren bisher noch so gut wie unbekannt gebliebene Augen ich in ihrem feineren Bau vorführen möchte.

Betrachtet man das eiförmige Sergestidenauge von der Seite, so ergiebt es sich, dass es

---

[1]) In dem soeben (1895) erschienenen prächtigen Werke über die vom „Albatross" erbeuteten Tiefseepodophthalmen (W. Faxon, The stalked-eyed Crustacea, Mem. Mus. Comp. Zool. Cambridge Vol. XVIII) wird ein *Sergestes inous* Fax. beschrieben (p. 208, Taf. 51 Fig. 2), dessen Augen auffällig klein und nicht breiter als der Augenstiel sind.

einen breiteren Pol aufweist, welcher den Augenstiel ventralwärts nur wenig überragt und einen zugespitzten Pol, der dorsalwärts weit über den Augenstiel vorspringt (Tafel XX Fig. 3). Der Vergleich mit einem Ei trifft wegen der verschiedenen Form der beiden Pole durchaus zu und so sei nur noch hinzugefügt, dass der den Augenstiel überragende spitze Pol entweder direkt nach oben oder schräg nach oben und vorne gewendet ist. Bei den von mir auf Schnitten untersuchten Augen von *Sergestes longirostris* Kr., *S. longispinus* Bate, *S. armatus* Kr. und *S. magnificus* Ch. (ich schnitt ausserdem noch einige Augen von Arten, die ich nicht zu bestimmen vermochte) bildet die Längsachse des facettirten Auges einen bald mehr, bald minder spitzen Winkel mit der Längsachse des Augenstieles. Aus den Abbildungen von Kroyer scheint indessen hervorzugehen, dass auch Arten existiren, bei denen die beiden Längsachsen in stumpfem Winkel zusammenstossen (1859 Taf. III Fig. 8 *S ancylops* Kr.). Bei spitzwinkligen Augen, wie ich kurz diejenigen der ersten Kategorie nennen will, kann die Längsachse des Auges mit der Medianebene dadurch in parallele Lage gebracht werden, dass der bewegliche Augenstiel nach unten und hinten gesenkt wird, während er bei den stumpfwinkligen schräg nach vorn und oben gehoben werden muss, um den gleichen Effekt zu erzielen.

Ein Längsschnitt durch das Sergestidenauge, wie ich ihn auf Taf. XX Fig. 3 von *Sergestes armatus* zur Darstellung bringe, lehrt nun, dass die nach oben resp. schräg nach vorne gerichtete Partie durch eine ungewöhnliche Verlängerung ihrer Facettenglieder ausgezeichnet ist. Ganz allmählich gehen die verlängerten am spitzen Augenpol gelegenen dorsalen Glieder in die kürzeren angrenzenden und namentlich in die stark verkürzten ventralen über. Die Rhabdome bilden im Allgemeinen ein von Pigment umhülltes Oval, welches excentrisch der Ventralfläche des Auges bedeutend näher liegt, als der Dorsalfläche. Um die Grössenunterschiede in der Ausbildung der Facettenglieder durch einige Zahlenangaben zu illustriren, so bemerke ich, dass das in Fig. 3 dargestellte Auge von *S. armatus* (soweit die facettirte Region in Betracht kommt) einen Längenindex von 0,83 mm bei einer Breite von 0,4 mm aufweist. Die längsten dorsalen Facettenglieder messen 0,6 mm, die kürzesten ventralen 0,16 mm; die ersteren sind also nahezu viermal so lang wie die letzteren. Noch auffälliger gestaltet sich das Verhältniss, wenn man lediglich die Krystallkegel in Betracht zieht: die dorsalen Kegel sind siebenmal so lang wie die ventralen!

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, so liegen an dem Sergestidenauge insofern ähnliche Umbildungen wie bei dem Schizopodenauge vor, als es wiederum die nach oben resp. schräge nach vorn gewendete Partie des Auges ist, welche von einer auffälligen Verlängerung der Facettenglieder betroffen wird. Es unterscheidet sich freilich wieder von dem Auge der pelagischen Tiefsee-Schizopoden dadurch, dass eine Theilung in ein Front- und Seitenauge nicht zu Stande kommt. Unmerklich geht die frontale Partie in die ventrale über, ohne dass eine Pigmentabgrenzung erfolgt und rudimentäre Facettenglieder sich einschalten.

Auch in dem Bau der einzelnen Facettenglieder ergeben sich wesentliche Unterschiede zwischen Schizopoden und Sergestiden.

Die Corneafacetten, welche an den verlängerten Facettengliedern 0,03 mm breit werden, sind nach Aussen flach, nach Innen schwach convex vorgewölbt. Sie werden von je zwei Hypodermiszellen abgeschieden, welche dachförmig zusammenneigen und durch die bekannten Sichelkerne (Fig. 4 nu. c.) charakterisirt sind.

Die vier Krystallzellen neigen gegen die Cornea kegelförmig zusammen und berühren

mit der Spitze des im Querschnitt oval gestalteten (Fig. 4 cr.) und bei der Seitenansicht fein gestreiften Kegels die Cornea (Fig. 5 cr.). Auf diese eigenthümliche Gestaltung des Distalabschnittes der Krystallzellen hat namentlich Parker bei *Gonodactylus* und bei verschiedenen Dekapoden (1891 p. 105 und 110) aufmerksam gemacht. Wenn ich mich überhaupt bei historischen Nachweisen auf das Nothwendigste beschränke, so geschieht das wesentlich mit Rücksicht auf die genannte fleissige Publikation von Parker, in welcher die allmähliche Entwicklung unserer Kenntnisse von den Elementen der Facettenglieder übersichtlich geschildert wird (1891 p. 108—115). Die vier Kerne der Krystallzellen (nu. cr.) sind oval gestaltet und liegen in einer Ebene dicht nebeneinander (Fig. 6). Dass in diesem Verhalten der einzige wesentliche Unterschied zwischen den Facettengliedern der Schizopoden und Dekapoden sich ausprägt, wurde oben (p. 220) bereits betont.

Eigenthümlich für die Sergestiden ist nun der Umstand, dass die Krystallkegel (con.) sich nicht scharf von dem Distalabschnitt der Krystallzellen abgrenzen lassen. Es macht fast den Eindruck, als ob die Krystallzellen selbst in die Kegel aufgingen und so glaube ich wohl den Verhältnissen am besten dadurch Rechnung zu tragen, dass ich den gesammten Abschnitt unterhalb der vier Kerne als Krystallkegel in Anspruch nehme. Sie stossen in ihrer distalen Hälfte dicht aneinander und platten sich gegenseitig nahezu quadratisch ab, während sie proximalwärts bei rundlichem Querschnitt auseinanderweichen und schliesslich in lange stabförmige Ausläufer enden, die sich bis zu dem Retinapigment verfolgen lassen (Fig. 3 con.). Der stabförmig verjüngte Proximalabschnitt der Kegel ist an den ventralen Facettengliedern sehr kurz, auffällig lang hingegen an den dorsalen. Auf Querschnitten (Fig. 7) tritt überall deutlich die Zusammensetzung des Kegels aus vier Abschnitten hervor, welche nach dem Eintritt des proximalen stabförmigen Abschnittes in das Retinapigment sich spalten und längs der Rhabdome als feine Fäden sich verfolgen lassen. Ob sie bis zur Basalmembran reichen, vermag ich bei der Feinheit des Objektes nicht anzugeben.

Am verjüngten Proximalabschnitt der Krystallkegel tritt ein Saum dicht gedrängter und relativ kleiner runder Kerne (0,01 mm) auf, welche den Retinulazellen angehören. Bei der Kleinheit der Elemente ist es schwer, genau die Zahl der zu einem Facettenglied gehörigen Sehzellen zu bestimmen; ich glaube indessen durch Zählung der Zellkerne auf Querschnitten versichern zu können, dass die für Schizopoden und Dekapoden typische Siebenzahl auch für die Sergestiden gilt. Unterhalb der Kerne sind die Zellen braunschwarz pigmentirt und zwar tritt das Retinapigment besonders dicht in Gestalt eines relativ dünnen Saumes im Distaltheil der Zellen auf. Auf Querschnitten durch diese Region constatirt man, dass die Pigmentkörnchen sich im Umkreis der durchtretenden Krystallstäbe am dichtesten häufen, während sie längs der Rhabdome entweder völlig fehlen oder doch nur sehr zerstreut vorkommen.

Die stark lichtbrechenden und wegen der Zusammensetzung aus einzelnen Plättchen quergestreiften Rhabdome erreichen eine Länge von 0,08—0,14 mm bei einem Querschnitt von 0,004 mm. Die den seitlichen und ventralen Facettengliedern zugehörigen Rhabdome stehen sehr locker und die sie umscheidenden Retinulazellen sind durch weite Zwischenräume von den benachbarten Retinulen getrennt. In den dorsalen Gliedern drängen sie sich indessen eng aneinander.

Wie aus der hier gegebenen Schilderung hervorgeht, so unterscheidet sich das Auge der Sergestiden in einer Hinsicht auffällig von jenen der Schizopoden: das Irispigment fehlt und dafür ist constant das Retinapigment ausgebildet. Es fragt sich nun aller-

dings, ob mit dem Mangel eines Irispigmentes auch der Wegfall seines Trägers, nämlich der Pigmentzellen, Hand in Hand geht. Denn zwischen den Krystallkegeln kommen zahlreiche runde Zellkerne vor, welche namentlich in der Region der kürzeren Facettenglieder annähernd in gleicher Höhe liegen (Fig. 3 und 7 *y*). Bilder, wie ich sie in Fig. 7 von einem Querschnitt unterhalb der Krystallkerne zur Darstellung bringe, haben mich anfänglich in der Auffassung bestärkt, dass diese interfacettären Kerne den pigmentfreien Irispigmentzellen zuzurechnen seien. Wenn ich trotzdem diese Ansicht nicht unbedingt aufrecht erhalte, so geschieht dies aus dem Grunde, weil die in Rede stehenden Kerne oft in mehrfacher Zahl (zu zweien und dreien) hintereinander gereiht liegen und zudem in der Region der langen Facettenglieder ganz unregelmässig vertheilt in eine fein granulirte Masse eingebettet erscheinen. Es macht durchaus den Eindruck, als ob es sich hier um Blutflüssigkeit handelt, welche den Proximalabschnitt der Krystallkegel (manchmal auch noch den Distalabschnitt) umspült und zahlreiche Blutkörperchen enthält. Wenn die Kerne der letzteren an den erwähnten Stellen in annähernd gleicher Höhe liegen, so könnte dies dadurch verursacht sein, dass die Blutkörperchen sich soweit vorzwängten, bis die engen Zwischenräume ein weiteres Vordringen ausschlossen. Ich gebe allerdings gern zu, dass ein sicherer Entscheid sich erst durch die wegen des Pigmentmangels sehr erleichterte Beobachtung am lebenden Objekt wird fällen lassen, zumal eine Ausbildung von Blutlakunen zwischen Sinnesepithelien ein ungewöhnliches Verhalten repräsentiren würde. Immerhin sei erwähnt, dass Claus (1886 p. 54) an analogen Stellen im Auge von *Branchipus* zahlreiche Blutkörperchen beobachtete und dass er auch bei *Phronima* zwischen den lang ausgezogenen Krystallkegeln eine granulirte Flüssigkeit wahrnahm, welche er als Blutflüssigkeit deutet (1879 p. 74).

Nach der Darstellung der facettirten Augenregion sei es gestattet, noch kurz der ganglionären Partieen zu gedenken (Fig. 8).

Der breite Sehnerv (n. opt.), zwischen dessen Fasern ziemlich reichlich Nervenkerne eingestreut sind, schwillt in bekannter Weise zu vier Ganglien an. Dieselben setzen sich aus einem relativ mächtigen peripheren Polster kleiner Ganglienzellen zusammen, deren polyedrische Grenzen nur hie und da deutlich wahrnehmbar sind, während an der überwiegenden Mehrzahl nur ein äusserst dünner Mantel von Plasma auftritt. Central liegt die sogenannte fibrilläre Grundsubstanz mit den Faserzügen.

Was nun im Einzelnen die ganglionären Anschwellungen anbelangt, so ist die erste (Fig. 8 ga'.) ziemlich umfänglich. Ihre Fibrillenzüge sammeln sich auf der Ventralfläche zu einem stärkeren Strang, welcher bei dem Uebergang in das zweite Ganglion eine Kreuzung mit einem schwächeren Faserstrang eingeht. Ausserdem wird das dorsale Ganglienpolster zwischen erstem und zweitem Ganglion von einem isolirten Faserzuge durchsetzt, welcher in gerader Richtung die Dorsalflächen beider Ganglien in Verbindung setzt. Das zweite Ganglion (ga^2), bedeutend schwächer als das erste, leitet wiederum eine Faserkreuzung zum dritten Ganglion (ga^3) ein. Das letztere steht an Umfang hinter dem ersten Ganglion nicht zurück und lässt einen ziemlich verwickelten Faserverlauf erkennen. Unter den stärkeren Fasersträngen hebe ich einen dorsalen und ventralen Strang hervor, welche an den Seitenflächen verstreichen und trompetenförmig sich verbreiternd in das vierte Ganglion einstrahlen. Die im Innern der fibrillären Substanz verstreichenden Fasern scheinen sich zu stärkeren Säulen anzusammeln, welche namentlich in der Ventralhälfte regelmässig radiär angeordnet gegen die Peripherie ausstrahlen.

Das vierte (distale) Ganglion (Fig. 3 und 8 g^1) ist scheibenförmig abgeplattet und setzt sich aus zwei sichelförmig gebogenen Hälften zusammen, in welche einerseits die dorsalen, andererseits die ventralen peripheren Faserzüge des vorausgehenden Ganglions einstrahlen. Wie seitlich geführte Schnitte, an denen die beiden Hälften isolirt vorliegen, lehren, so findet in jeder Hälfte eine Kreuzung der in sie einstrahlenden Fasern statt. Besonders klar tritt in dem vierten Ganglion die Gruppirung der Fasern zu radiär angeordneten Säulen hervor, welche bisweilen in ihrer Mitte unterbrochen sind. Aus ihnen resultiren die in die Retina einstrahlenden Opticusfasern, welche zunächst ein Ganglienpolster durchsetzen, dessen Kerne mehr oder minder deutlich in der Fortsetzung der Säulen zu Reihen angeordnet sind.

Wie aus der hier gegebenen Beschreibung ersichtlich ist, so bietet der Faserverlauf in den einzelnen Ganglien manche Analogie zu den bei Schizopoden und Dekapoden (*Astacus*) durch Grenacher (1879 p. 121) und Parker (1895 p. 37—46) bekannt gewordenen Verhältnissen. Wenn ich mich auf einen eingehenden Vergleich nicht einlasse, so geschieht dies wesentlich, weil ich nur die gröberen Züge zu schildern vermag, welche auch an Präparaten hervortreten, die nicht mit den für den Faserverlauf neuerdings in Anwendung gebrachten Methoden behandelt wurden.

Was endlich den Gefässverlauf im Augenstiel anbelangt, so bemerke ich, dass die *arteria ophthalmica* sich auf der Ventralseite des Augenstieles ziemlich weit bis in die Höhe des dritten Ganglions verfolgen lässt. Es scheint mir nicht, dass sie sich schliesslich in Capillarschlingen auflöst, da ich Andeutungen derselben nicht aufzufinden vermochte. Die Blutmasse ergiesst sich schliesslich in einen weiten Sinus *(sin.)*, der hie und da von Septen durchsetzt allseitig die ganglionären Partieen umspült. Als abgegrenzte Theile dieses Sinus dürften gefässartige Bahnen zu betrachten sein, welche zwischen facettirter und ganglionärer Augenregion zur Beobachtung gelangen (Fig. 3 v.).

— —

4. Ueber iridopigmentäre und retinopigmentäre Augen.

Die Augen der Sergestiden, welche im vorhergehenden Abschnitte geschildert wurden, stimmen nur insofern mit den Augen pelagischer Tiefsee-Schizopoden überein, als die nach oben resp. schräg nach vorne gekehrte Facettenregion durch eine auffällige Verlängerung ihrer Facettenglieder sich auszeichnet. Wenn wir nun davon absehen, dass bei den letzteren eine Zweitheilung des Auges Platz greift, die zur Folge hat, dass das Individuum über vier vollständig von einander getrennte Facettenaugen, zwei Frontaugen und zwei Seitenaugen, verfügt (eine Theilung, welche bei keinem der von mir untersuchten Sergestiden durchgeführt ist), so ergibt sich in der Pigmentanordnung ein durchgreifender Unterschied zwischen beiden Gruppen. Den Tiefsee-Schizopoden fehlt das Retinapigment, während umgekehrt die Sergestiden des Irispigmentes entbehren. Eine Pigmentarmuth ist in beiden Fällen für diese in grossen Tiefen schwebende Organismen typisch, aber die Pigmentvertheilung ist bei ihnen eine entgegengesetzte. Um mit einem kurzen Ausdruck diesen Verschiedenheiten gerecht zu werden, so nenne ich die Augen der Tiefsee-Schizopoden iridopigmentäre Augen, diejenigen der Sergestiden retinopigmentäre Augen.

Wenn wir nun in der Reihe der pelagischen Crustaceen Umschau nach Augenformen halten, welche in die beiden genannten Kategorien sich einbeziehen lassen, so ergibt es sich zunächst, dass unter den Amphipoden retinopigmentäre Augen gar nicht selten vorkommen. Ich verweise nur auf das Auge der Gattung *Phronima*, welches mit dem Sergestidenauge den Mangel des Irispigmentes, mit dem Schizopodenauge die Zweitheilung in ein Front- und Seitenauge gemein hat. Das Phronimidenauge, vielfach untersucht und bisher als ein Curiosum betrachtet, dessen fremdartiger Aufbau unvermittelt und unverständlich in die Erscheinung tritt, erweist sich demnach als ein Glied einer Reihe von Umbildungen, die unter pelagischen Organismen weit verbreitet sind.

Man wird mir allerdings entgegenhalten, dass nach meinen Darlegungen diese abnormen Augenformen Organismen eigen sind, welche mit Vorliebe oder ausschliesslich die tieferen, nur von Dämmerlicht erleuchteten oder vollständig dunklen Wasserschichten bevölkern, während gerade *Phronima sedentaria* Forsk. einen allbekannten Vertreter der oberflächlichen Wasserschichten abgebe. Ich erwiedere hierauf, dass das Phronimidenauge, wie später noch dargelegt werden soll, ein weit lichtschwächeres Bild entwirft, als dasjenige der Schizopoden und dass es schon aus diesem Grunde erklärlich ist, wenn *Phronima* gelegentlich bei Nacht an die Oberfläche aufsteigt. Immerhin wird der Leser, welcher sich der Mühe unterzieht, meine obigen Mittheilungen über die Biologie der Gattung *Phronima* zu durchblättern (p. 109—111), die Auffassung nicht ohne Weiteres zurückweisen, dass *Phronima sedentaria* den grössten Theil ihres Lebens in dunklen Regionen zubringt. Dies trifft in noch höherem Grade für *Phr. Colletti* Bovall. zu, welche ich mit

jedem Zuge der auf das Gerathewohl in die Tiefe versenkten Schwebenetze erbeutete, während sie an der Oberfläche als grosse Seltenheit erschien.

Wenn es mir nun gelungen sein sollte, das zweigetheilte Auge der Tiefsee-Schizopoden aus dem Kugelauge der Oberflächenformen abzuleiten, so fällt es auch nicht schwer, die Bindeglieder zwischen dem zweigetheilten Phronimidenauge und dem Kugelauge der Hyperiiden aufzufinden.

Unter den Phronimiden theilen mit *Phronima* noch die Gattungen *Phronimopsis* Claus und *Dairella* Bovall. die Zweitheilung des Auges in Front- und Seitenauge. Die nächst verwandten Hyperiiden, nämlich die Gattungen *Paraphronima* Claus und *Phronimopsis* Claus besitzen gleichfalls ein zweigetheiltes Auge, obwohl bei *Phronimopsis* die Pigmentlagen so nahe zusammenrücken, dass man zweifeln kann, ob thatsächlich die Theilung des Auges völlig durchgeführt ist. Einen Schritt weiter und wir erhalten das für zahlreiche Hyperiidengattungen *(Hyperiidea recticornia* Bovall.) charakteristische Auge, welches ein vollständiges Analogon im Sergestidenauge findet: eine einheitliche Retina, von welcher nach der Scheitelregion des Kopfes lange Facettenglieder ausstrahlen, die ganz allmählich in die verkürzten ventralen übergehen. Durchaus ähnlich gebaut sind die Augen der überwiegenden Mehrzahl der Platysceliden (*Hyperiidea curvicornia* Bovall.); auch bei ihnen haben wir es mit oft sehr originell gestalteten Augen zu thun, deren Frontabschnitt durch verlängerte Facettenglieder ausgezeichnet ist und ganz allmählich in den verkürzten Ventralabschnitt übergeht. Wer die neueren Publikationen von Claus (die Platysceliden 1887), Stebbing (Chall. Rep. Amphipoda 1888) oder von C. Bovallius (Monogr. Hyperiidea 1889, Oxycephalids 1890) durchblättert, wird eine Fülle instruktiver Beispiele für das erwähnte Verhalten im Aufbau der Augen herausfinden können.

In allen den hier erwähnten Fällen handelt es sich um Organismen, welche durch retinopigmentäre Augen charakterisirt sind und entweder ausschliesslich oder doch mit Vorliebe in unbelichteten Regionen schweben. (Chun, 1887 p. 28 und 29; 1889 p. 8—17.) Manche derselben — so z. B. die durch Bovallius (1887), durch mich (1889) und Stebbing (1895) neuerdings genauer bekannt gewordenen *Scinidae* — besitzen in Anpassung an den Aufenthalt in dunklen Regionen rückgebildete Augen oder sind völlig blind, wie dies auch für die merkwürdigen, von Bovallius beschriebenen *Mimonectidae* (vergl. Holzschnitt 1, p. 102) zutrifft. Wenn trotzdem die genannten sehenden und blinden Hyperiiden gelegentlich an der Oberfläche erscheinen, so kann dieser Umstand ebensowenig als Zeugniss gegen meine Auffassung in das Feld geführt werden, wie das in den obigen Ausführungen (p. 142) eingehend erörterte Erscheinen von Tiefsee-Schizopoden an der Oberfläche. Der feinere Bau des Auges ist ein untrüglicher Gradmesser für die biologische Eigenart pelagischer Organismen, und wer meine früheren Darlegungen über die Tiefenverbreitung pelagischer Organismen für nicht beweiskräftig erklärt,[1]) der möge wenigstens die durch die Untersuchung der feineren Augenstruktur gewonnenen Ergebnisse nicht einfach ignoriren. Ich bin fest überzeugt, dass die Wahrnehmungen der Plankton-Expedition eine werthvolle Bereicherung unserer Kenntnisse von der Tiefenverbreitung der Hype-

[1]) Dr. Giesbrecht theilt mir brieflich mit, dass der von mir auf p. 111 gewählte Ausdruck, er halte meine Untersuchungen für „völlig werthlos“ weder mit seiner thatsächlichen Ansicht übereinstimme, noch auch von ihm gebraucht worden sei. Ich nehme gern Veranlassung, zu bestätigen, dass der Ausdruck „völlig werthlos“ in seiner Monographie der Copepoden nicht vorkommt.

riiden liefern werden, glaube aber auch annehmen zu dürfen, dass meine Anschauungen durch sie keine principiellen Aenderungen erfahren werden. Um nur durch ein Beispiel das Gesagte zu erläutern, so erwähne ich, dass die an der Oberfläche recht selten erscheinenden Gattungen *Paraphronima* und *Phronimopsis* mit den Tiefennetzen häufig erbeutet werden. Die originelle *Phronimopsis spinifer* Claus, welche an der Oberfläche zu den grössten Seltenheiten gehört, ist in den Tiefen des Mittelmeeres geradezu gemein; in den Schliessnetzen fand ich sie aus 900—1000 m Tiefe.

Um indessen zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung zurückzukehren, so sei hervorgehoben, dass die Zweitheilung des Auges, welcher bei den Phronimiden sogar eine Theilung des Sehnerven parallel läuft, ganz allmählich einer einfacheren Gestaltung Platz macht und zu einem nicht getheilten Auge mit verlängerten dorsalen Facettengliedern hinführt. Auch dieses bietet bei manchen Hyperiiden durch den Ausgleich im Längenunterschiede der Krystallkegel alle nur denkbaren Uebergänge zu dem normalen Kugelauge dar.

Wie nun im Einzelfalle die Anordnung des Retinapigmentes sich gestaltet, scheint mir noch nicht genügend aufgeklärt. Die älteren Beobachter bis zu Grenacher (1879 p. 112) geben keinen Aufschluss darüber, ob das Pigment in besonderen Pigmentzellen enthalten ist, während Carrière (1885 p. 161) nicht weniger denn drei Kategorieen solcher Zellen in den Seitenaugen von *Phronima* schildert. Schnitte, welche ich durch Front- und Seitenaugen der genannten Gattung fertigte, machen es mir zweifelhaft, ob diese Kategorieen aufrecht erhalten werden können, wie denn überhaupt eine vergleichende Untersuchung der Hyperiidenaugen noch manchen werthvollen Aufschluss liefern dürfte. Wanderungen des Pigmentes bei Belichtung und Verdunkelung des Auges scheinen nach den Beobachtungen von W. Szczawinska (1891 p. 35, 36) bei *Phronima sedentaria* nur wenig ausgiebig zu sein und erstrecken sich keineswegs über den Bereich der Retinulä hinaus. Mag nun auch eine spätere Forschung das morphologische Aequivalent der Irispigmentzellen bei den in der Tiefe lebenden Hyperiiden nachweisen, so steht doch jedenfalls fest, dass in physiologischer Hinsicht wir es mit retinopigmentären Augen zu thun haben, deren Sehvorgang sich in anderer Weise abspielt, denn bei den iridopigmentären.

Was den Sehvorgang im retinopigmentären Auge anbelangt, so liegt auf der Hand, dass bei dem Mangel eines Irispigmentes die auffallenden Lichtstrahlen unbehindert die durchsichtige proximale Augenpartie bis zu den Kuppen der pigmentirten Retinulä durchsetzen können. Es fragt sich nur, auf welchem Wege diejenigen Strahlen, welche nicht vom Retinapigment absorbirt werden, zu den Rhabdomen gelangen, da die monströsen Krystallkegel im Frontauge der Phronimiden und im Dorsalabschnitt des Sergestidenauges in einen langen fadenförmigen Abschnitt auslaufen. Da nun die Krystallkegel häufig nicht gerade gestreckt sind, so vermuthete bereits O. Schmidt (1878 p. 7), dass das Licht nicht auf dem gewöhnlichen dioptrischen Wege durch den fadenförmigen Abschnitt des Kegels geleitet werde. Da der letztere einen Durchmesser von etwa 0,001 mm besitzt, so dürfte der bei grossen *Phronima*-Weibchen bisweilen 5 mm lange Krystallfaden, wie Exner zutreffend hervorhebt, auch nicht um ein Tausendstel Millimeter von der Geraden abweichen, wenn das dioptrische Bild am Proximalende des Fadens nicht zerstört werden sollte. So stimmt denn Exner (1891 p. 132—135) in einer Hinsicht den An-

schauungen von O. Schmidt bei, indem er nämlich mit ihm annimmt, dass das Licht durch totale Reflexion in den langgezogenen Krystallkegeln weiter geleitet wird. Da diese Leitung auch in gekrümmten Glasstäben stattfindet (sie wird ja neuerdings bei der künstlichen Beleuchtung durch Mikroskopirlampen praktisch verwerthet), so bieten die Abweichungen von der Geraden im Verlaufe der Krystallkegel keine Schwierigkeit für eine derartige Annahme dar. Es scheint mir, dass auch im Sergestidenauge Krümmungen der Krystallkegel vorkommen, welche nicht erst auf Rechnung der Conservirung und technischen Behandlung behufs Herstellung der Schnitte zu setzen sind; sehr auffällig treten sie jedenfalls an den seitlichen Partieen des auf Taf. XX Fig. 3 dargestellten Schnittes hervor. Exner hat nun weiterhin auch darauf hingewiesen, dass die sammelnde Kraft der Linsencylinder, als welche ja die Krystallkegel zu betrachten sind, bei der Leitung der Strahlen durch totale Reflexion in Betracht zu ziehen ist und zur Helligkeitssteigerung des aufrechten Netzhautbildes beiträgt. Immerhin liegt es auf der Hand, dass ein Bild, welches dem Appositionsbild der Tagesaugen am nächsten kommt, weit lichtschwächer sein muss, als das Superpositionsbild der iridopigmentären Schizopodenaugen.

Wenn wir nun zur Annahme gedrängt werden, dass der Sehvorgang im retinopigmentären Auge wesentlich auf der Leitung der Strahlen durch totale Reflexion beruht, so ist damit immer noch nicht die auffällige Längendifferenz der Facettenglieder erklärt. Welchen Vortheil haben die in der Tiefe lebenden pelagischen Organismen mit retinopigmentären Augen von monströs verlängerten Krystallkegeln, welche entweder mit den zugehörigen Retinulen als gesondertes Frontauge sich abzweigen oder continuirlich in die verkürzten seitlichen Partieen des Auges übergehen? Irgend einen Sinn muss doch eine Einrichtung haben, welche in convergenter Ausbildung bei Krustern wiederkehrt, die den verschiedensten Gruppen zugehörend, unter gleichen Existenzbedingungen leben.

Ich will versuchen, eine Erklärung zu geben, welche vielleicht unzulänglich ist, aber doch dem thatsächlich vorliegenden Befunde Rechnung zu tragen sucht.

Denkt man sich die Facettenglieder ansehnlich verlängert, so werden die in weiterer Entfernung von dem Auge von einem Punkte ausgehenden Strahlen annähernd parallel auf die Cornea auffallen. Der Hauptstrahl, d. h. jener, welcher in der Richtung der Hauptachse eines Facettengliedes einfällt, wird durch totale Reflexion dem zugehörigen Retinaelement zugeleitet. Da nun die Corneafacetten der verlängerten Glieder nicht breiter sind, als diejenigen der verkürzten (wie dies thatsächlich für Sergestiden und annähernd für Hyperiiden zutrifft), so divergiren die Krystallkegel in den verlängerten Gliedern nicht so stark, wie in den verkürzten; der Winkel, in dem zwei benachbarte verlängerte Krystallkegel gegeneinander geneigt sind, ist viel spitzer, als bei den verkürzten Kegeln. Die Folge davon ist, dass die im Umkreis des den Hauptstrahl auffangenden Krystallkegels gelegenen Facettenglieder einen Theil der von einem Bildpunkt ausgehenden Nebenstrahlen nicht durch Reflexion und mit ihr combinirte Brechung eliminiren, sondern weiter leiten werden. Je weniger ein Nebenstrahl gegen die Kegelachse geneigt ist, desto vollständiger wird er in den Kegel eindringen und durch totale Reflexion zu dem percipirenden Rhabdom gelangen. Es liegt nun auf der Hand, dass in den Seitenaugen mit verkürzten und stark divergirenden Facettengliedern die dem Hauptstrahl benachbarten Nebenstrahlen unter starker Neigung gegen die Kegelachsen treffen. Sie werden zum grössten Theile eliminirt und die Folge ist, dass in den Seitenaugen ein weit kleinerer Zerstreuungskreis um den durch den Hauptstrahl erzeugten Bildpunkt entsteht, als in den Frontaugen.

[illegible] Retinapigment vordringen. Diesen Umstand dürfen wir nicht unbeachtet lassen, da er gerade [illegible] kegeln bis zur Retina vordringen. Man möchte nun auf den ersten Blick geneigt sein, die Be- [illegible] pigment absorbirt werden. Wenn wir indessen bedenken, dass ein Theil der Strahlen auf die fadenförmigen Verlängerungen der Krystallkegel trifft, so wäre es möglich, dass sie nicht durch Reflexion an den Seitenwandungen der Kegel verloren gehen, sondern eindringen und weiter geleitet werden. So lange indessen der Brechungsindex der Kegel und der sie umspülenden Flüssigkeit nicht bekannt ist, wird es schwer fallen, sich ein Urtheil über das Schicksal dieser [illegible]

Aus diesen Ausführungen ergiebt es sich nun weiterhin, dass die Strahlen, welche von einem entfernten Lichtpunkte ausgehen, grössere Zerstreuungskreise verursachen, als von einem nahen. In ersterem Falle laufen die Strahlen annähernd parallel, in letzterem divergiren sie bei ihrem Auftreffen auf die Cornea um so stärker, je näher der Lichtpunkt liegt. Die Folge ist, dass bei stark genäherten Objekten die dem Hauptstrahle benachbarten Nebenstrahlen unter starker Neigung auf jene Krystallkegel auffallen, welche im Umkreise des den Hauptstrahl auffangenden gelegen sind. Sie werden also um so vollständiger eliminirt werden, je näher das Objekt dem Auge liegt. Ein heller Punkt, wie etwa ein aufleuchtender pelagischer Organis- [illegible] nach Aussen weniger rasch abnimmt, wenn der Lichtpunkt weit entfernt ist, als dann, wenn er [illegible]

Exner hat in seinen Darlegungen über die Physiologie der facettirten Augen scharf- [illegible] kennen von Bewegungen begünstigt (1891 p. 182—188). Es würde zu weit führen, wenn ich seine Erörterungen hier ausführlich wiedergeben wollte und ich verweise daher auf das Original. Nur so viel sei erwähnt, dass durch das Entstehen eines Zerstreuungskreises nicht nur ein Rhabdom in Erregung versetzt wird, sondern eine ganze Gruppe derselben. Es entsteht ein kleiner Empfindungszerstreuungskreis, in welchem der Grad der Erregung von dem am stärksten betroffenen centralen Sehstab nach der Peripherie continuirlich bis zu Null herabsinkt. Denken wir uns jetzt den leuchtenden Punkt nur so weit verschoben, dass das Netzhautbild um den Durchmesser eines Sehstabes verrückt, so muss sich der Erregungsgrad sämmtlicher dem Zer- [illegible]ngskreis angehörigen Sehstäbe geändert haben. „Es leuchtet ein, dass diese Erregungs- [illegible]g in einer grossen Zahl von Nervenendigungen in hohem Grade geeignet ist, die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, d. h. ein Bemerken der stattgehabten Bewegung, sowie ihrer Richtung zu veranlassen."

[illegible] je weiter die Objekte vom Auge entfernt sind. Der Nachtheil wird indessen durch die ungemeine Empfindlichkeitssteigerung für Wahrnehmung von Bewegungen ausgeglichen. Bedenkt man nun, [illegible]

schwebend, auf die sicherlich nur kärglich gebotene Beute lauern, so liegt der Vortheil auf der Hand, den ein Frontauge darbietet, das in ungewöhnlichem Maasse das Erkennen von Bewegungen begünstigt und bei der Annäherung an das Object ein schärferes Erfassen der Form ermöglicht.

Fassen wir also das Resultat unserer Erörterungen kurz zusammen: der Werth ungewöhnlich verlängerter Facettenglieder, welche sich bisweilen als ein gesondertes Frontauge abzweigen, beruht sowohl bei den retinopigmentären, wie bei den iridopigmentären Augen pelagischer Crustaceen darauf, dass das Erkennen von Bewegungen — vermittelt durch das Entstehen breiter Zerstreuungskreise — in hervorragendem Maasse begünstigt wird.

5. Vergleich der Augen von pelagischen und auf dem Grunde lebenden Tiefseecrustaceen.

„Tantum pictoribus atque poetis, quibus quaelibet tingendi potestas, antecellit natura polydaedala."
O. F. Muller, Entomostraca, 1785 p. 119.

Bau und Leistung eines Organes verhalten sich wie die Glieder einer Gleichung, welche beide nur eine aequivalente Aenderung zulassen, wenn sie Giltigkeit behalten soll. Der direkt umformende Einfluss veränderter Existenzbedingungen, wie ihn Lamarck als treibendes Motiv für die Artumwandlung in Anspruch nahm, lässt sich denn auch an wenigen Organsystemen in ähnlich instruktiver Weise veranschaulichen und dem Verständnis näher bringen, als an den Sehorganen. Man hat bei derartigen Betrachtungen bisher allerdings mehr die negative Seite, nämlich die Rückbildung der Augen, betont, während in den vorhergehenden Mittheilungen der Versuch unternommen wurde, Augenformen zu schildern und in ihrer Anpassung an die Existenzbedingungen dem Verständniss näher zu bringen, welche in positivem Sinne zu den feinsten und gleichzeitig auch monströsesten Sehorganen gehören, welche aus dem Thierreiche bekannt wurden. Das Auge von *Stylocheiron mastigophorum*, welches ein Sechstel der Körperlänge erreicht, und die umfänglichen Phronimidenaugen dürften an relativer Grösse unter den lebenden Crustaceen nicht übertroffen werden. Unter den fossilen sind es einige Trilobiten, welche durch den Umfang ihrer Augen imponiren und ähnliche relative Dimensionen erkennen lassen.

a. *Die Augen der pelagischen Tiefseecrustaceen.*

Bevor wir nun die Frage erörtern, inwieweit die Augen der auf dem Meeresboden lebenden Tiefseecrustaceen Umformungen eingingen, welche wiederum nur durch die Anpassung an die Existenzbedingungen ihre Erklärung finden, sei es gestattet, kurz das Ergebniss der bisherigen Betrachtungen über die Augen pelagischer Tiefseeformen zusammenzufassen.

Als Grundform des Facettenauges der Arthropoden betrachten wir ein Kugelauge, dessen Facettenglieder von einem idealen Mittelpunkt radiär ausstrahlen und annähernd von gleicher Länge sind. Die Facettenglieder werden in der Höhe der Krystallkegel von einem Irispigmente, in der Umgebung der Rhabdome von einem Retinapigmente umscheidet. Ein derartiges Kugelauge kommt den pelagischen Oberflächenformen zu, während diejenigen Arten, welche entweder ausschliesslich oder doch wenigstens vorwiegend in dunklen Regionen schweben, eine bemerkenswerthe Abweichung von der Kugelform des Auges aufweisen, die bei den verschiedenartigsten Ordnungen in convergenter Weise zum Ausdruck gelangt. Die nach oben resp. schräg nach vorne gerichteten Facettenglieder beginnen sich zu verlängern, indem sie entweder continuirlich in die verkürzten Glieder übergehen oder als ein gesondertes „Frontauge" von dem „Seitenauge"

sich abgliedern. Bei weitergehender Anpassung an das Leben in der Dunkelheit macht sich eine Pigmentarmuth geltend, indem entweder das Irispigment (retinopigmentäre Augen) oder das Retinapigment (iridopigmentäre Augen) schwindet. Während anfänglich noch das Frontauge dem Seitenauge gegenüber in den Hintergrund tritt, so kehrt sich später das Verhältniss um, indem das Frontauge an Umfang zunimmt und das Seitenauge derart überflügelt, dass schliesslich überhaupt nur noch das Frontauge persistirt *(Arachnomysis)*. In negativem Sinne tritt bei auffällig wenigen pelagischen Crustaceen eine Verkümmerung des Auges durch Anpassung an den Aufenthalt in der Tiefe ein (Sciniden, Mimonectiden, Halocypriden). Der Grund zu der relativ seltenen Verkümmerung der Augen bei pelagischen Organismen mag wohl wesentlich darin liegen, dass alle Arten — auch die blinden — gelegentlich in belichtete Regionen, ja selbst bis an die Oberfläche gerathen.

Wir haben nun an der Hand der neueren Untersuchungen über die Tiefenverbreitung pelagischer Organismen den Nachweis zu führen versucht, dass der Umbildung der Augen die Lebensweise — d. h. der Aufenthalt in mehr oder minder beträchtlichen Tiefen — parallel läuft. Die mit reichlich pigmentirten Kugelaugen ausgestatteten Arten sind Oberflächenformen, während die Anpassung an den Tiefenaufenthalt in sich steigerndem Maasse Pigmentmangel verbunden mit monströser Ausbildung des Frontauges bedingt.

Gleichzeitig gelang es durch eine Erörterung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Schizopoden, die sich auf den Gesammtbau des Organismus bezog, darzuthun, dass die pelagischen Oberflächenformen primitivere Charaktere wahren, als die an den Tiefenaufenthalt angepassten Arten. Die Umbildung der Augen erweist sich demgemäss nur als ein Glied in einer Kette von Aenderungen, die im Laufe der phyletischen Entwicklung eintraten, und die schon mehrfach geäusserte Ansicht, dass die Besiedelung der tieferen Wasserschichten von der Oberfläche aus erfolgte, erhält durch diese Ableitungen eine neue Stütze.

Als ein wesentliches Ergebniss dieser Betrachtungen darf ich demgemäss den Nachweis erachten, dass die Gestaltung des Auges und die Vertheilung des Pigmentes einen getreuen Spiegel für die biologische Eigenart pelagischer Organismen abgeben. Wer aus dem temporären Erscheinen pelagischer Tiefenformen an der Oberfläche den Schluss ziehen wollte, dass es sich um Tagesformen handelt, würde ebenso fehl greifen, wie jener, der nächtlich lebende Insekten und Wirbelthiere als solche nicht will gelten lassen, weil sie gelegentlich auch bei Tage sich umhertummeln. Manche Arten sind so selten, dass nur ein besonderer Zufall sie in die Schliessnetze gerathen lässt; wer da im Zweifel ist, ob es sich um Bewohner der Oberfläche oder grösserer Tiefen handelt, kann durch die Untersuchung der Augenstruktur in vielen Fällen bündigen Aufschluss erhalten. Zudem lehren die leider erst recht spärlich ausgeführten Schliessnetzfänge, dass pelagische Organismen in vertikaler Richtung oft einen weiten Verbreitungsbezirk beherrschen. Immerhin scheinen die mediterranen Formen insofern vor den atlantischen einen Vortheil voraus zu haben, als im Mittelmeere die Temperatur bis in die grössten Tiefen nicht unter 13° C. sinkt, während im freien Ocean die rasche Erniedrigung der Temperatur dem Vordringen mancher Arten in grössere Tiefen eine Grenze setzt.

Der physiologische Werth der Verlängerung der Facettenglieder beruht, wie die Untersuchungen von Exner lehren, darauf, dass ein Superpositionsbild entsteht, welches vor dem Appositionsbild der Tagesformen den Vortheil grösserer Lichtstärke voraus hat. Da zudem bei Organismen, welche ihr ganzes Leben in dunklen Regionen zubringen, Pigmentwanderungen zum

Zwecke des Abblendens greller Strahlen nicht von Nöthen sind, so erklärt sich einerseits der Mangel des Retinapigmentes, andererseits die constante Dunkelstellung des Irispigmentes bei den irido-pigmentären Augen der Schizopoden. Wir wüssten thatsächlich keine Augen zu nennen, welche dem Ideal eines Dunkelauges näher kommen, als diejenigen der pelagischen Tiefsee-Schizopoden.

Nach einem anderen Principe sind die offenbar weniger leistungsfähigen Dunkelaugen der retinopigmentären Sergestiden, Hyperiiden und der noch genauer zu besprechenden Polyphemiden construirt. Ein Superpositionsbild ist bei ihnen ausgeschlossen und die auffallenden Strahlen werden durch die enorm langen Krystallkegel vermittelst totaler Reflexion den Rhabdomen zugeleitet. Das aufrechte Netzhautbild ist entschieden lichtschwächer als das Superpositionsbild im Schizopodenauge und auf Rechnung dieses Umstandes mag es auch zu setzen sein, dass die Sergestiden, Hyperiiden und Polyphemiden im Grossen und Ganzen sich der Oberfläche näher halten, als die Tiefsee-Schizopoden.

Wenn nun trotzdem bei den retinopigmentären Formen dieselbe monströse Verlängerung der nach oben gewendeten Facettenglieder wiederkehrt, wie im Schizopodenauge, so dürfte der Werth dieser Einrichtung in beiden Fällen auf Rechnung der entstehenden Zerstreuungskreise zu setzen sein. Dass manche Einrichtungen im Frontauge der Tiefsee-Schizopoden erst bei Berücksichtigung dieses Umstandes verständlich werden, wurde oben ausführlicher dargelegt und nicht minder wurde nachzuweisen versucht, dass gerade im retinopigmentären Frontauge die Verhältnisse für Bildung von Zerstreuungskreisen besonders günstig liegen. Zerstreuungskreise begünstigen, wie Exner darlegte, das Erkennen von Bewegungen, und so dürfen wir wohl im Allgemeinen sagen, dass die Frontaugen Organe darstellen, welche vorwiegend zum Erkennen beweglicher Objekte geeignet sind. Damit soll durchaus nicht gesagt sein, dass den Seitenaugen dieses Vermögen abgeht; es ist nur nicht so hochgradig ihnen eigen, während sie andererseits in Bezug auf Wahrnehmung specialisirter Bilder (wenigstens bei den Schizopoden) den Frontaugen überlegen sind. Dass aber für pelagische Tiefenformen das Erkennen von Bewegungen von höherem Werthe ist, als das Wahrnehmen specialisirter Bilder, vermag keine Thatsache drastischer zu illustriren, als der Mangel der Seitenaugen bei der Gattung *Arachnomysis*.

Thatsächlich repräsentiren denn auch sämmtliche pelagische Tiefenbewohner mit Facettenaugen, deren Dorsalabschnitt als Frontauge charakterisirt ist, räuberisch lebende Organismen, denen ein Wahrnehmen der sich bewegenden Beutethiere von hervorragendem Werthe sein muss. Sicherlich werden die ungemein lichtempfindlichen Frontaugen es dem Träger ermöglichen, Organismen — wenn auch nur in schattenhaft verschwommenen Umrissen — in jenen Tiefen wahrzunehmen, welche für gewöhnlich construirte Augen sich als völlig dunkel erweisen. Alles deutet ja darauf hin, dass in den monströsen Frontaugen der Gattungen *Nematoscelis* und *Stylocheiron* auch der schwächste auffallende Lichtstrahl nutzbar gemacht wird. Die räuberische Lebensweise stempelt denn auch den genannten Gattungen, die in grossen Schwärmen die Tiefenregionen bevölkern, ihr Gepräge auf: gewaltige Raubfüsse, prächtig entfaltete (auch den Sergestiden zukommende) Antennen mit üppig entwickelten Sinneshaaren und Leuchtorgane, welche die Beutethiere — wie oben (p. 211) ausgeführt wurde — anlocken, bilden den hervorstechendsten Charakterzug dieser originellen Wesen.

Wir finden stets den Magen der pelagischen Tiefenbewohner mit Resten von Copepoden, Ostrakoden und verwandter Organismen erfüllt und constatiren, dass die Magenwandungen mit Einrichtungen ausgestattet sind, welche ein Zerschroten der aufgenommenen Harttheile ermöglichen.

b. *Die Augen der Polyphemiden.*

Die Vermuthung liegt nahe, dass Crustaceen, welche entweder temporär oder zeitlebens unter ähnlichen Bedingungen, wie die oben erwähnten Gruppen, eine räuberische Lebensweise führen, gleichfalls charakteristische Auszeichnungen im Baue der Augen zukommen möchten.

Wenn ich gerade die Polyphemiden herausgreife, so geschieht das aus zwiefachem Grunde. Einerseits repräsentiren sie Organismen mit nur einem unpaaren Kugelauge und andererseits möchte ich den Nachweis führen, dass auch Bewohner des Süsswassers[1]) Umbildungen der Augen aufweisen, welche eine sinnfällige Convergenz zu der Augenstruktur mariner pelagischer Organismen darbieten.

[1]) Ueber die Biologie der pelagischen Süsswasserfauna in den tiefen Seen der Alpen liefern noch nicht veröffentlichte Untersuchungen von Dr. Hofer neue und in vieler Hinsicht interessante Aufschlüsse. Da die Ergebnisse dieser Studien an einer leider wenig zugänglichen Stelle (in den Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees, Lindau 1896) erscheinen werden, so bin ich Dr. Hofer zu Dank verpflichtet, dass er mir einen Einblick in sein Manuskript gestattete, dem das nachfolgende Referat entnommen wurde. Ich veröffentliche dasselbe um so lieber, als ich im September d. J. (1895) Gelegenheit fand, den Untersuchungen Dr. Hofer's am Achensee beizuwohnen und mich aus eigener Anschauung von der exakten Durchführung zu überzeugen.

Hofer untersuchte die Vertheilung der Thierwelt im Bodensee, Königsee, Starnberger-, Walchen- und Achensee und berichtet namentlich über die horizontale, verticale und zonare Verteilung des Planktons in diesen Seen.

Mit Hülfe der Hensen'schen Planktonmethode stellt er fest, dass die horizontale Verbreitung des Planktons im Bodensee eine gleichmässige ist, so dass die Abweichungen vom Mittel normalerweise nicht über 25 % hinausgehen.

In Betreff der verticalen Verbreitung findet Hofer auf Grund von zahlreichen Stufen- und Schliessnetzfängen (im Gegensatz zu der bisher allgemein verbreiteten Ansicht), dass die limnetische Thierwelt in den tiefen Seen nicht in allen Schichten verbreitet vorkommt, sondern dass sich unter einer oberflächlichen belebten, eine abyssale unbelebte Zone befindet. So reicht im Bodensee das Plankton nur bis zu einer Tiefe von 30 m, ebenso auch im Starnberger- und Königsee nur bis 35 m Tiefe, im Achensee steigt dasselbe jedoch bis zu 70, im Walchensee bis 85 m herunter.

Die Ursache dieser beschränkten vertikalen Verteilung setzt Hofer in Beziehung mit dem Verhalten des Lichtes im Wasser. Er constatirte, dass die Sichtbarkeitsgrenze während des Sommers im Bodensee, Starnberger- und Königssee in 5 bis $5^1/_2$ m Tiefe, dagegen im Achensee zu gleicher Zeit bei 12 m, im Walchensee bei 14 m Tiefe liegt. Je durchsichtiger also ein See ist, um so tiefer steigt das Plankton in demselben herab. Nach den Untersuchungen, welche von Forel im Bodensee mit Chlorsilberplatten angestellt wurden, hat das Licht im Sommer bei einer Tiefe von 30 m bereits soviel an Intensität eingebüsst, dass Chlorsilberplatten davon nicht mehr angegriffen wurden. Hofer nimmt deshalb an, dass die untere Grenze für die Verbreitung des Planktons zusammenfällt mit demjenigen Grad der Dunkelheit, bei welcher Chlorsilberplatten nicht mehr chemisch auf die jedenfalls nur sehr spärlich vorhandenen blauen oder violetten Lichtstrahlen reagiren.

In einer kritischen Revision der in der Litteratur vorliegenden älteren Angaben über die verticale Verbreitung des Planktons weist Hofer nach, dass seine Befunde in keinem Gegensatz mit den früheren Untersuchungen stehen, sondern dass die wirklich zuverlässigen Beobachtungen von Weismann, Pavesi und Asper eigentlich schon zu demselben Schluss hätten führen müssen.

In dem Kapitel über die zonare Vertheilung des Planktons berichtet Hofer, dass er in Uebereinstimmung mit Pavesi innerhalb der belebten Zone die Gesammtmasse des Planktons keineswegs gleichmässig vertheilt vorgefunden habe. Vielmehr findet er im Bodensee während der Sommer- und Herbstmonate, dass in den alleroberflächlichsten Schichten von 1—2 m Tiefe nur ganz geringe Mengen limnetischer Thiere vorkommen, (in 60 cbm Wasser ca. 0,1 cbcm Plankton). Von hier ab schwillt die Menge nach der Tiefe allmählich an, um im Bodensee zwischen ca. 10 und 15 m ihr Maximum von ca. 15—20 cbcm pro 60 cbm Wasser zu erreichen, fällt von da ab wieder langsam bis auf 30 m ab, um unter dieser Tiefe völlig zu verschwinden. Im Winter ändert sich diese Art der Vertheilung völlig, indem von der freien Oberfläche ab durch alle belebten Zonen eine ziemlich gleichmässige Verbreitung des Planktons zu beobachten ist.

Bei dieser zonaren Vertheilung verhalten sich die einzelnen das Gesammtplankton zusammensetzenden Thiere sehr verschieden.

Hofer unterscheidet vier Gruppen. Er fand einmal Formen, wie *Diaptomus gracilis* und *Cyclops Leuckarti*, welche zu keiner Zeit, auch nicht im Sommer, in irgend einer Zone massenhafter vorkommen, sondern welche

Zudem dürfte kaum eine Crustaceengruppe durch die Bemühungen hervorragender Forscher besser bekannt sein, als die Daphniden. Ihr Bau ist so eingehend erforscht, dass man schwerlich erwarten dürfte, neue und unerwartete Aufschlüsse zu erhalten. Wenn es mir trotzdem gelingen sollte, den Nachweis zu führen, dass ihre Augen Strukturverhältnisse erkennen lassen, welche allen Beobachtern entgingen, so dürften die im Nachfolgenden wiederzugebenden Befunde wohl dafür sprechen, dass ich in den allgemeinen Anschauungen über den durch die Lebensweise bedingten Bau der Augen nicht zu weit vom richtigen Wege abwich.

So weise ich denn zunächst darauf hin, dass unter den pelagischen Crustaceen unserer Süsswasserseen eine räuberisch lebende Art, welche das Licht meidet und nur bei Nacht an die Oberfläche aufsteigt, nämlich die Gattung *Bythotrephes*, wiederum durch verlängerte Facettenglieder im Dorsalabschnitt ihres unpaaren Stirnauges charakterisirt ist. Leydig, der Entdecker der Gattung, deutet dieses Verhalten nur unvollkommen an (1860 Taf. X Fig. 74), während Weismann in seiner Abhandlung über die Schmuckfarben der Daphniden (Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX Suppl.

in allen belebten Schichten ziemlich gleichmassig vertheilt sind. Die zweite Gruppe, namlich die Raderthiere, wie *Anuraea longispina*, *Conochilus volvox*, *Anuraea cochlearis*, ferner die meisten Daphniden (*D. hyalina*, *Daphnella brachyura*, *Bosmina longispina*), halt sich vornehmlich in den obersten und am meisten erwarmten Schichten des Wassers bis zu 15 m Tiefe auf. Die dritte Gruppe bilden *Leptodora hyalina* und *Bythotrephes longimanus*, welche in mittleren Zonen, zwischen 7 und 18 m leben, also die oberen warmen, wie auch die tieferen kalten Schichten meiden. Zur vierten Gruppe gehören endlich *Heterocope robusta* und *Cyclops strenuus*, welche die tiefen und kalten Zonen von 15—25 m besonders bevorzugen. Namentlich gilt diess von *Heterocope*, welche in den oberen Schichten bis 15 m nur spärlich verbreitet ist, während *Cycl. strenuus* eine weitere Verbreitung besitzt, aber nach der Tiefe zu unzweifelhaft viel massenhafter vorkommt.

Während des Winters ändert sich dieses Bild der Vertheilung sehr wesentlich. Zahlreiche Formen, wie *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Heterocope*, mehrere Daphniden und Räderthiere, verschwinden nach Ablage ihrer Dauereier vollständig aus dem Plankton oder treten an Masse stark zurück, so dass die Zusammensetzung desselben sehr viel einförmiger wird. Die limnetische Thierwelt setzt sich dann wesentlich nur aus *Diaptomus gracilis*, *Cyclops strenuus*, *Cyclops Leuckarti*, den Nauplien dieser Copepoden und *Bosmina longispina* zusammen und alle diese Thiere erscheinen nun gleichmässig in der ganzen belebten Zone vertheilt.

Berücksichtigt man die verschiedenen Temperaturverhältnisse während des Sommers und des Winters, so geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass die Thiere des Planktons so lange eine zonare Vertheilung zeigen, als das Wasser thermisch geschichtet ist; wenn dagegen, wie im Winter, die thermische Schichtung des Wassers aufhört und dasselbe eine gleichmässige Temperirung von 4 ° C. erfährt, dann erscheinen auch die Planktonthiere gleichmässig vertheilt und nicht mehr zonarisch geschichtet. Interessant ist es, dass das Winterplankton vornehmlich aus solchen Thieren besteht, die auch im Sommer entweder in allen Zonen leben (*Diaptomus*, *C. Leuckarti*) oder sich mehr im kalten Wasser aufhalten, wie *C. strenuus*. Wenn *Bosmina longispina*, welche sich den Sommer über in warmen Wasserschichten aufhält, dennoch im Winterplankton zu finden ist, also eine Ausnahme hiervon macht, so rührt diess daher, dass diese Daphnide, wie bereits Weismann hervorgehoben hat, sich während langer Zeiträume im Bodensee nur noch parthenogenetisch fortpflanzt und keine befruchteten Wintereier mehr bildet.

Trotz der augenfälligen Beziehungen zwischen zonarer Schichtung der Thierwelt und der Temperatur des Wassers glaubt jedoch Hofer, namentlich mit Rücksicht auf das allnächtliche Aufsteigen auch der am tiefsten lebenden Formen (*Heterocope robusta*), den Einfluss des Lichtes auf die zonare Vertheilung des Planktons keineswegs ausschliessen zu dürfen.

Die mitgetheilten Beobachtungen sind durch eine Reihe von Zahlentabellen mit quantitativen Planktonangaben, sowie durch einige graphische Darstellungen der verticalen Verbreitung erläutert. Ausserdem bringt der Verfasser einige speciellere Beobachtungen über die Tiefseefauna des Bodensees, von denen wir hier nur hervorheben wollen, dass sich, unmittelbar über dem Boden schwebend, bis in alle Tiefen herab ein *Cyclops viridis* im Bodensee vorfindet, welcher mit zunehmender Tiefe sein Augenpigment verliert und bei ca. 100 m Tiefe blind ist. Hofer nennt denselben daher *Cyclops viridis var. caecus*. Ebenso erwähnt der Verfasser einen von den Ichthyologen bisher übersehenen, den Fischern aber bekannten Tiefseesaibling (*Salmo salvelinus*), welcher nur am Grunde des Bodensees (auch des Ammersees) vorkommt, also dieselbe Lebensweise wie der Kilch, *Coregonus hiemalis*, führt und sich durch seine minimale Grösse, seine einförmig braungelbe Färbung auf dem Rücken und sein auffallend vergrössertes Auge als besondere Localvarietät auszeichnet.

Taf. VII Fig. 1), insbesondere aber P. E. Müller (1868 Taf. IV Fig. 29) und Claus (1877 p. 141 Taf. I Fig. 1, Taf. II Fig. 6) ein zutreffenderes Bild von dem Auge geben. Als ich zum ersten Male Gelegenheit fand, den *Bythotrephes longimanus* lebend am Genfer See zu untersuchen, war ich nicht wenig überrascht, ein Auge vor mir zu haben, das nahezu eine Scheidung in ein Frontauge und in ein Ventralauge (der letztere Ausdruck scheint mir für das unpaare Auge zutreffender, als die Bezeichnung „Seitenauge“) aufweist. Da nun überhaupt unter den Polyphemiden — und zwar sowohl unter den Vertretern des süssen wie des salzigen Wassers — die Tendenz zur Verlängerung der Krystallkegel (namentlich der dorsalen) offenkundig ist, so füge ich zunächst einige Bemerkungen über das Auge von *Bythotrephes* bei.

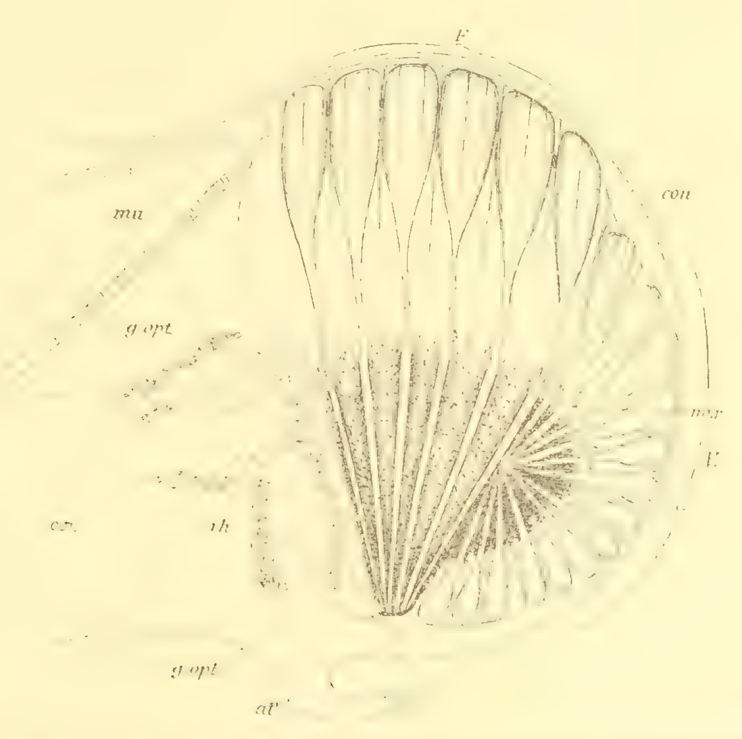


Fig. 8. Längsschnitt durch das Auge von *Bythotrephes longimanus* Leyd. Die oberen Retraktoren und [illegible] sind nach dem Leben eingezeichnet.
F. Frontauge. V. Ventralauge. *at'.* Erste Antennen. [illegible] Chitinhülle (Cornea). [illegible] Gehirn. [illegible] Krystallkegel. [illegible] Augenganglion. *mu* Obere Retraktoren (die unteren sind nicht eingezeichnet). [illegible] Retinulakerne. [illegible]

Die Untersuchung auf Längsschnitten ergab die überraschende und von allen bisherigen Beobachtern übersehene Thatsache, dass das Auge von *Bythotrephes* thatsächlich in zwei völlig getrennte Augen, nämlich in ein Frontauge und in ein Ventralauge, zerfällt (Holzschnitt 8, F und V). Der Vergleich mit dem Phronimidenauge liegt um so näher, als nicht nur die Krystallkegel beider Augen nach zwei verschiedenen Mittelpunkten convergiren, sondern als auch das Polyphemidenauge dem Typus der retinopigmentären angehört.

Da beide Augen dicht an einander liegen, so fliessen ihre Pigmentmassen anscheinend zusammen und erst die Längsschnitte zeigen, dass wir es mit getrennten Pigmentscheiden zu thun haben. Das Frontauge (F) ist kegelförmig gestaltet, während das Ventralauge (V) nahezu halbkugelige Form aufweist. Die Hauptachsen beider Augen stehen rechtwinklig zu einander und

zwar convergiren die Rhabdome des Seitenauges gegen einen Mittelpunkt, der an der Vorderfläche des Frontauges (etwa im oberen Drittel von dessen Pigmentmantel) gelegen ist.

Im Einzelnen bemerke ich noch unter Bezugnahme auf den beigefügten Holzschnitt Fig. 8, dass die in einen langen fadenförmigen Abschnitt auslaufenden Krystallkegel (con.) des Frontauges bedeutend länger, als die continuirlich nach der Ventralseite sich verkürzenden Kegel des Seitenauges sind. Wie schon Leydig richtig erkannte (1860 p. 245) und Claus bestätigte (1877 p. 144), so sind die Krystallkegel fünftheilig. Die runden Kerne der fünf sie abscheidenden Krystallzellen vermochte ich lediglich bei älteren, noch im Brutraum des Mutterthieres befindlichen Embryonen deutlich wahrzunehmen; sie liegen hier oberhalb der fünf wie Kelchblätter auseinander weichenden Kegelsegmente.

Da überhaupt das Daphnidenauge ein subtiles Objekt ist, an dem der neueste Beobachter, nämlich Parker (1891 p. 76) keine Kerne (bei *Evadne*) nachzuweisen vermochte, so füge ich noch hinzu, dass die Hypodermis mit ihren runden Kernen der Chitinlamelle (c.) anliegt und vollständig ausser Verband mit den Facettengliedern getreten ist. Dass dieses Verhalten eine Folge der durch Muskeln (von denen in der obigen Figur nur die oberen beiden Retraktoren [mu.] angedeutet sind) bewirkten Drehung ist, liegt auf der Hand. Die Retinulazellen sind so intensiv mit braunschwarzen Pigmentkörnchen, welche sich am dichtesten im Umkreis der Rhabdome anhäufen, durchsetzt, dass ihre Zahl sich schwer bestimmen lässt. Ich glaube indessen an manchen günstigen Stellen im Querschnitt fünf das Rhabdom umgebende Zellen erkannt zu haben — eine Zahl, welche nach Parker auch für *Evadne* gilt. Die Kerne der Retinazellen (nu. r.) liegen durchweg an der Grenze der pigmentirten Zone im Umkreise der Krystallfäden; sie sind klein, rundlich und nur im Frontauge oval gestaltet. Die Rhabdome (rh.) des Frontauges sind nahezu dreimal so lang als diejenigen des Ventralauges; sie brechen sehr stark das Licht und weisen einen runden Querschnitt auf. Ihre Plättchenstruktur hat bereits Claus erkannt und so erwähne ich nur noch, dass sie etwas breiter sind, als die ihnen direkt aufsitzenden Ausläufer der Krystallkegel.

Die einzelnen Facettenglieder würden also bei *Bythotrephes* aus fünf Krystallzellen, welche einen fünftheiligen Krystallkegel ausscheiden, und aus ebenso vielen pigmentirten Retinazellen mit ihrem ungetheilten stabförmigen Rhabdom sich aufbauen. Zu diesen gesellen sich indessen noch interfacettäre Elemente, deren kleine Kerne zwischen den Distalabschnitten der Krystallkegel gelegen sind. Die sechsseitig sich abplattenden Krystallzellen lassen nämlich an jenen Stellen, wo die Irispigmentzellen der höheren Crustaceen sich zwischen sie eindrängen, einen Raum frei, in dem die genannten farblosen Zellen gelegen sind. Ich vermuthe, dass es sich in ihnen thatsächlich um die Homologa der Irispigmentzellen handelt.

Was endlich die ganglionären Elemente anbelangt, so sei bemerkt, dass das Ganglion opticum (g. opt.) in eine dorsale und in eine ventrale Partie zerfällt. Von ersterer gehen breite Faserbündel zum Frontauge ab, welche zwischen den Retinulen in zur Längsachse des Auges senkrechter Richtung verstreichen. Da sie von Pigment theilweise umhüllt werden, so nimmt man auf den Schnitten die durch sie bedingte Streifung deutlich wahr. Von der unteren Hälfte des Ganglions entspringen schwächere Faserbündel, die in das Frontauge eintreten, ausserdem aber noch ein vom Unterrand des Ganglions ausgehender Strang, welcher die kegelförmige Spitze des Frontauges umkreist und dann in das Ventralauge einstrahlt. Es scheint indessen, als ob auch Faserstränge, welche quer das Frontauge durchsetzen, bis in das Ventralauge gelangen.

So viel geht jedenfalls aus diesen Mittheilungen hervor, dass das Auge von *Bythotrephes* einen verwickelteren Bau aufweist, als alle früheren Beobachter annahmen. Leider war es mir, nachdem ich auf diese Verhältnisse aufmerksam geworden war, nicht mehr möglich, lebende Exemplare zu erbeuten und sie mit den für Erhaltung feinerer Strukturen bewährten Mitteln zu behandeln. Indem ich mir daher weitere Mittheilungen vorbehalte, so gestatte ich mir die Bemerkung, dass unter den Polyphemiden Verhältnisse vorliegen, welche erst an der Hand der von mir für die Schizopoden nachgewiesenen Umbildungen verständlich werden.

Das Kugelauge der an der Oberfläche von vegetabilischer Kost lebenden Daphniden weist bei den räuberischen und die Tiefe bevorzugenden Polyphemiden nicht nur grössere Dimensionen auf, sondern lässt auch die schon bei *Leptodora* kenntliche Verlängerung der dorsalen Facettenglieder nachweisen. Indem das Pigment, welches bei den Oberflächenformen bis zur distalen Kuppe der Krystallkegel vordringt, lediglich auf die Retinulazellen beschränkt wird, erhalten wir retinopigmentäre Augen, deren Sehvorgang sich offenbar ebenso wie im Phronimidenauge abspielt.

Eine weitere Etappe in den genannten Umbildungen gibt das Auge der Gattung *Polyphemus* ab, das auf Schnitten sich vielleicht schon als zweigetheilt erweisen dürfte und jedenfalls direkt zum Auge des *Bythotrephes* mit seiner Trennung in ein Front- und Ventralauge überleitet.

Doch die Umbildungen gehen noch weiter: das Ventralauge, welches bei *Bythotrephes* aus weit zahlreicheren Facettengliedern, als das Frontauge sich aufbaut, beginnt an Umfang zurückzutreten, um schliesslich völlig zu schwinden. Bei der Gattung *Podon* ist das Ventralauge nur auf wenige Facettenglieder reducirt und endlich fehlt es vollkommen der Gattung *Evadne*. In der ausschliesslichen Erhaltung des Frontauges gibt *Evadne* ein Seitenstück zu *Arachnomysis* ab.

Die Ableitung, welche ich hier nach den Abbildungen von P. E. Müller (1868) und Claus (1877) zu geben versuchte, muss allerdings erst durch eine eingehende Untersuchung auf Schnitten erhärtet werden. Ich glaube indessen nicht, dass ich fehl gegriffen habe, zumal Claus (1877 p. 144) ausdrücklich hervorhebt, dass bei *Evadne* die kleinen unteren Krystallkegel fehlen.

Jedenfalls darf ich es als eine bemerkenswerthe Thatsache hinstellen, dass es nun gelungen ist, bei nicht weniger denn vier Ordnungen von pelagischen Crustaceen, nämlich bei Daphniden, Hyperiiden, Sergestiden und Schizopoden convergente Umbildungen an den Augen nachzuweisen. Wenn oben der Versuch unternommen wurde, sie mit der räuberischen Lebensweise in grösseren Tiefen in Einklang zu bringen, so ist immerhin nachdrücklich zu betonen, dass die retinopigmentären Augen der drei zuerst erwähnten Ordnungen an Leistungsfähigkeit bedeutend hinter den iridopigmentären Augen der Schizopoden zurückstehen. Die Augen der letzteren kommen dem Ideal eines Dunkelauges am nächsten, insofern sie bei dem Mangel des Retinapigmentes lichtstarke Superpositionsbilder entwerfen. Es kann daher nicht überraschen, dass die ein weit lichtschwächeres Bild empfangenden retinopigmentären Augen Formen zukommen, welche sich im Allgemeinen der Oberfläche näher halten. Wenn unter ihnen die Polyphemiden diejenigen Arten repräsentiren, welche in nur geringer Tiefe schweben, so müssen wir bedenken, dass ihre Augen, sowohl was Umfang als auch Länge der Facettenglieder anbelangt, weit hinter den Augen der Sergestiden und Hyperiiden zurückstehen.

c. Die Augen der auf dem Grunde lebenden Tiefseecrustaceen.

Wenn wir nun den Bau der Facettenaugen jener Crustaceen, welche auf dem Grunde der Tiefsee leben, mit den Augen der pelagischen Tiefenformen vergleichen, so bemerke ich zunächst im Allgemeinen, dass es nicht meine Absicht ist, an diesem Orte eine eingehende Darstellung meiner Resultate zu geben, welche ich an einem kostbaren, durch die Liberalität des Fürsten Albert von Monaco und Alexander Agassiz mir zur Verfügung gestellten Materiale gewann. Ebensowenig liegt es in meiner Absicht, die schon vielfach erörterten Rückbildungen der Augen von Tiefseekrustern nochmals dem Leser vorzutragen; wer sich für diese Fragen interessirt, mag die in die Berichte der Challenger-Expedition eingeflochtenen Bemerkungen, die Darlegungen von S. J. Smith (1886 p. 194–197) und die Zusammenstellungen von Gerstaecker (1889 p. 682—683, 1893 p. 928—934) zu Rath ziehen.

Da bis jetzt noch niemals der feinere Bau der Facettenaugen von stieläugigen Tiefsee-Crustaceen untersucht wurde, so gestatte ich mir zunächst, nur jene Punkte in den Vordergrund der Betrachtung zu stellen, welche für die oben angeregten Fragen von allgemeinem Interesse sind.

In erster Linie hebe ich hervor, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der bis jetzt untersuchten Schizopoden und Dekapoden das Retinapigment fehlt, aber das Irispigment in der für die Dunkelstellung charakteristischen Anordnung vorhanden ist. Wir haben es also mit iridopigmentären Augen zu thun, welche in sinnfälliger Weise Anklänge an die oben geschilderten strukturellen Eigenthümlichkeiten der Schizopoden-Augen darbieten. Ich wüsste denn auch kein Argument anzuführen, welches beredter für die von mir oben vertretene Auffassung spräche, dass die des Retinapigmentes entbehrenden pelagischen Schizopoden ächte Tiefenformen repräsentiren.

Immerhin möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass in einigen seltenen Fällen das Retinapigment — allerdings nicht zwischen die Rhabdome vertheilt — auch bei Grundbewohnern noch nachweisbar ist. Spuren desselben fand ich in den Augen eines Paguriden (*Parapagurus pilosimanus abyssorum* A. M. Edw.) zwischen den Opticusfasern und dicht angehäuft liegt es hinter der gefensterten Membran im Auge des merkwürdigen *Pontophilus occidentalis* Fax. Endlich traf ich eine breite ovale Masse schwarzen Pigmentes weit hinter der gefensterten Membran und von der letzten ganglionären Anschwellung des Sehnerven umgeben im Augenstiel des *Benthesicymus Tanneri* Fax.

Wenn ich den Mangel des Retinapigmentes bei der überwiegenden Zahl von Grundbewohnern in erster Linie betone, so verdienen andererseits die bemerkenswerthen Unterschiede im Bau der Augen von pelagischen und auf dem Grunde lebenden Tiefenformen nicht minder eingehender Würdigung.

Kein Tiefseekrebs, der auf dem Grunde des Oceans seine Lebensarbeit verrichtet, besitzt auf der Dorsalfläche des Augenstieles verlängerte Facettenglieder oder gar ein in Front- und Seitenauge getheiltes Facettenauge. Wer die Abbildungen von Crustaceen in den Werken der Tiefsee-Expeditionen durchmustert, wird sich überzeugen, dass die Augen (wenn sie nicht zu verkümmern beginnen) im Allgemeinen die Kugelform wahren. Der Umfang des facettirten Kugelabschnittes kann zwar ungemein wechseln, es kann die facettirte Region bald mehr auf die Dorsalfläche, bald mehr auf die Ventralfläche beschränkt sein oder gleichmässig nach allen Seiten hin sich ausdehnen, aber

niemals kommt es zur Ausbildung jener sogenannten „unregelmässigen Augen“ mit teleskopartig erhobener Frontpartie. Die Schnitte lehren denn auch, dass die Facettenglieder (mit Ausnahme der ja stets etwas kürzeren Randfacetten) von annähernd gleicher Länge sind.

Um das Gesagte durch specielle Beispiele zu erläutern, so weise ich zunächst darauf hin, dass die oben (p. 186) aufgeführten Gattungen von Tiefsee-Mysideen nach den genauen Abbildungen von G. O. Sars (1870) durchweg Kugelaugen besitzen, die sogar in manchen Fällen eine Abplattung in dorsoventraler Richtung erkennen lassen. Ebenso sind die eigenartigen, oft monströse Dimensionen erreichenden Tiefseeformen der Euphausiden durch Kugelaugen charakterisirt. Unter den Vertretern der letzteren habe ich die Augen der Gattung *Gnathophausia* untersucht und bin überrascht über die relativ geringe Höhe der Facettenglieder in Anbetracht der Breite des Auges. *Gnathophausia* steht in dieser Hinsicht weit hinter *Euphausia*, geschweige denn den mit Frontaugen ausgestatteten pelagischen Tiefsee-Euphausiden zurück. An Leistungsfähigkeit überbieten die prächtigen Augen der pelagischen Schizopodenformen weit diejenigen der Grundbewohner: bei ersteren hoch gewölbte, aus mehreren Schalen aufgebaute Corneafacetten und in weitem Abstande von den Krystallkegeln angeordnete Rhabdome, welche ein möglichst lichtstarkes Superpositionsbild empfangen, bei letzteren eine dicke Cornea, die als continuirliche, nicht mehr in Facetten gegliederte Schicht über das Auge sich hinwegzieht, und in nahem Abstand von den Krystallkegeln angeordnete Rhabdome, deren Superpositionsbild jedenfalls bedeutend lichtschwächer ist.

Als ein Erbtheil mancher an der Oberfläche eine nächtliche Lebensweise führender Kruster tritt uns bei vielen Dekapoden der Tiefsee ein wohl entwickeltes Tapetum entgegen. Ich vermisse dasselbe bei den Schizopoden (*Gnathophausia*) und unter den Dekapoden bei *Parapagurus* Smith und *Benthesicymus* Bate, finde es bei den Gattungen *Heterocarpus* A. M. Edw. und *Nematocarcinus* A. M. Edw. mässig, bei den meisten Genera der verschiedenartigsten Dekapodenfamilien (z. B. *Glyphocrangon* A. M. Edw., *Acanthephyra* A. M. Edw., *Pontophilus* Leach) geradezu monströs ausgebildet. Auf den Schnitten blitzt es schon dem unbewaffneten Auge als silberweisses Band, das der membrana fenestrata aufliegt, entgegen; im durchfallenden Lichte ist es leicht gelblich getönt. Es umhüllt die Rhabdome und ist in eigenen Zellen enthalten, deren runde Kerne deutlich sichtbar sind. Nur selten fand ich Spuren des von Exner entdeckten Tapetums unterhalb der membrana fenestrata zwischen die Opticusfasern eingebettet und niemals konnte ich ein von dem Retinatapetum gesondertes Iristapetum nachweisen.

Wie man aus diesen kurzen Darlegungen ersieht, so weichen die Augen der auf dem Grunde lebenden Tiefenformen nur wenig von jenen der Oberflächenbewohner ab. Hier wie dort eine bunte Fülle von bald umfänglichen, bald kleineren Augen, deren Sehfläche in der mannigfaltigsten Weise umgrenzt ist. Wenn wir von den verschiedenartigen und in jedem Stadium verwirklichten Arten der Verkümmerung absehen, so ist es wesentlich der Mangel des Retinapigmentes, welcher einen durchgreifenden Unterschied mit den Augen der Oberflächenarten bedingt. Und dieser Unterschied ist nicht einmal so auffällig, wie es auf den ersten Blick erscheint: hat doch Exner (1891 p. 124) bereits darauf hingewiesen, dass dem *Peneus membranaceus* das Retinapigment fehlt und dass das Irispigment nur sehr schwach entwickelt ist.[1] Wenn wir

[1]) Zur Erklärung dieser Thatsache mag die Bemerkung dienen, dass *Peneus membranaceus* im Mittelmeere erst in grösseren Tiefen von etwa 100 Metern auftritt, während *P. caramote* oberflächlicher (und zwar bis zu den Augen im Schlamm eingegraben) vorkommt.

von dem bei *Peneus* entwickelten Iristapetum absehen, so haben wir thatsächlich bereits ein Auge vor uns, das den Anforderungen des Aufenthalts in unbelichteten Regionen angepasst erscheint.

Doch genug mit diesen Erörterungen, die sich vielleicht schon allzu umfänglich gestaltet haben! Nur ein Punkt sei noch herausgegriffen und in seiner allgemeinen Bedeutung erörtert. Kein auf dem Boden des Oceans lebender Tiefseekrebs besitzt Frontaugen oder dorsal verlängerte Facettenglieder — fast alle pelagischen Tiefenformen sind mit diesen charakteristischen Auszeichnungen versehen. Deutet dieses Verhalten auf abweichende Existenzbedingungen und sind wir im Stande, es aus der biologischen Eigenart der Grundbewohner heraus zu erklären?

Was wir über die Lebensweise und über die Ernährung der letzteren wissen, beruht auf gar kärglichen Angaben, während es an Vermuthungen und Hypothesen wahrlich nicht fehlt.

W. Faxon (1895 p. 253) weist in der soeben erschienenen Bearbeitung der vom „Albatross" getretschten Tiefseecrustaceen darauf hin, dass die kräftigen Schwimmer, nämlich die Hoplophoriden, einige Penaeiden, Pasiphaeiden, die Sergestiden und Gnathophausien, durchweg mit wohl entwickelten Augen ausgestattet sind, während die Grundbewohner (namentlich die in den Schlamm sich einwühlenden) vielfach rückgebildete Augen aufweisen oder völlig blind sind. Diesem Verhalten läuft die Thatsache parallel, dass die sich einwühlenden Formen meist bleiche Farben aufweisen, während die frei kriechenden oder schwimmenden Arten durch die überraschenden rothen Tinten charakterisirt sind. Es ist nun gewiss a priori wahrscheinlich, dass es sich thatsächlich so verhält, allein im Einzelfall lassen wir uns durch Analogieschlüsse und durch den Gesammthabitus der Formen bestimmen, ein Urtheil über die Lebensweise zu fällen. Wie vorsichtig wir indessen bei derartigen Annahmen sein müssen, lehren die Garneelen der oberflächlichen Schichten, welche alle als typische Schwimmer gestaltet sind und doch nur zum Theil über dem Meeresgrunde schweben, zum Theil aber sich einwühlen.

Da wir nun auch über die Ernährung nicht sicher orientirt sind (der Darminhalt ist nicht untersucht), so sind wir eigentlich nur auf die Aufschlüsse angewiesen, welche die vom Fürsten von Monaco in die grossen Tiefen versenkten Reusen lieferten. Sie ergeben, dass wir jedenfalls die frei beweglichen resp. aller Wahrscheinlichkeit nach schwimmenden Formen mit Aas zu ködern im Stande sind.

Ich stelle die einzelnen Daten nach den Angaben des Fürsten von Monaco (1895 p. 2—5) zusammen: Bis zu einer Tiefe von 2230 m wurden zwischen Monaco und Corsika zahlreiche Fische und Crustaceen in den Reusen erbeutet: eine einzige Reuse lieferte nicht weniger als 89 Schwarzhaie *(Centrophorus squamosus)*, eine andere 33 Exemplare der *Acanthephyra pulchra*. In geringeren Tiefen des Atlantischen Oceans von 175 m lieferte ein Reusenfang 4 *Conger vulgaris*, 160 Garneelen der Gattung *Pandalus* und einige Hundert Comatulen. Im Golf von Gascogne verfingen sich andererseits in 2620 m 11 Tiefseeaale *(Simenchelys)*, 9 grosse Amphipoden *(Hoplonyx cicada)* und ein *Centrophorus*, dessen Weichtheile indessen völlig von kleinen Crustaceen aufgefressen waren. „Un certain nombre de ces crustacés, remarquables par leur puissance destructive, car ils ont dévoré en quelques heures environ 4 kg de matière organique, sont remontés dans les petites nasses que je mets toujours à l'intérieur des grandes."

Das ist der ganze Aufschluss, den das Experiment über die Ernährung der Tiefseekruster lieferte. Er genügt aber, um zweierlei zu demonstriren: einerseits die erstaunliche Gefrässigkeit derselben, andererseits die Thatsache, dass wir mit abgestorbenen Organismen (als Köder wurden

todte Fische verwendete) in den grossen Tiefen die Krebse zu erbeuten vermögen. Im Grunde genommen lehren also diese Versuche, dass die Ernährung der Tiefseecrustaceen wesentlich dieselbe ist, wie diejenige der auf dem Grunde sich aufhaltenden Oberflächenarten.

Ich kehre nun zum Ausgangspunkt dieser Betrachtungen zurück und versuche eine einfache Folgerung zu ziehen: wenn die Ernährung der auf dem Grunde lebenden Tiefseecrustaceen nicht wesentlich von derjenigen der Oberflächenarten abweicht, wenn andererseits die Struktur der Augen bei beiden Gruppen im Wesentlichen übereinstimmt (denn der Mangel des Retinapigmentes und die mächtige Entwicklung des Tapetums bei den Tiefenformen bedingen keine durchgreifenden Unterschiede und zeugen nur in sinnfälliger Weise für die Anpassung an das Leben in dunklen Regionen), so müssen gleichartige biologische Momente die Uebereinstimmung im Bau der Augen bedingen. Wesentlich abweichende Bedingungen müssen dagegen bei den pelagischen Tiefenformen obwalten und die Theilung ihrer Augen in Front- und Seitenaugen zur Folge haben.

Liegt es nun nicht nahe, die Differenzen im Bau der Augen mit der verschiedenen Ernährungsweise in Einklang zu bringen? Die pelagischen Crustaceen mit ihren auffällig grossen und abnorm gestalteten Augen sind räuberische Formen, welche meist von durchsichtigen, schwer wahrnehmbaren, aber beweglichen kleineren Crustaceen (Copepoden, Ostrakoden, Daphniden) sich nähren und in ihren Frontaugen ein unübertreffliches Organ zur Wahrnehmung von Bewegungen aufweisen — die Grundbewohner hingegen vertilgen Aas oder überfallen grosse, leicht wahrnehmbare Objekte, die auch ohne einen für das Sehen von Bewegungen besonders empfindlich gemachten Apparat bemerkt werden.

Wie nun freilich der Kampf um die Nahrung auf dem Tiefseeboden sich im Einzelfalle gestaltet, wissen wir nicht. In dem Magen der oft monströs gestalteten Grundfische treffen wir Fische, die ihrerseits wieder von kleineren Organismen leben müssen. Nachdem die Schliessnetzfunde das Ergebniss lieferten, dass die pelagische Fauna in grosse Tiefen hinabreicht, ist es in hohem Grade wahrscheinlich geworden, dass dicht über dem Meeresgrunde pelagische Organismen sich anhäufen. Die Existenz einer aus blinden Copepoden bestehenden pelagischen Grundfauna ist durch die Untersuchungen Hofer's für den Bodensee und andere Alpenseen nachgewiesen worden und es ist sicher nur eine Frage der Zeit, dass derselbe Nachweis auch für den freien Ocean geliefert wird. Sicherlich sind es diese unermüdlichen Schwimmer und Zerschroter des von oben herabrieselnden organischen Detritus, welche vielen sessilen Grundformen und Tiefseefischen das Dasein ermöglichen.

Existirt eine pelagische Fauna, die in der Nähe des Meeresgrundes sich anstaut, so kann auch die Thatsache nicht überraschen, dass ein so auffällig grosser Theil der Tiefseeorganismen leuchtet und die Existenz von wohl entwickelten Sehorganen erklärlich erscheinen lässt. Wenn wir mit unserer oben (p. 211) entwickelten Ansicht das Richtige trafen, dass nämlich die biologische Bedeutung der Leuchtorgane vorwiegend auf einem Anlocken der Beutethiere beruht, so ist es erklärlich, dass Pennatuliden, Gorgoniden, Isideen, Anneliden und Seesterne ein phosphorescirendes Licht ausstrahlen, welches von den Theilnehmern an den Tiefseeexpeditionen mit wahrhaft enthusiastischen Worten geschildert wird. Vor Allem werden es die Anthozoen der Tiefsee sein, welche in erster Linie die pelagische Tiefenfauna sich zu Nutzen machen und durch ihr Erglühen in phosphorischem Scheine den mit Sehorganen ausgestatteten Fischen und Krustern ein Erkennen der Beute ermöglichen. Denn die vielfach noch verbreitete Ansicht, dass unsere

Experimente mit empfindlichen photographischen Platten, die ja allerdings nur über das Vordringen der chemisch wirksamen Strahlen Aufschluss geben, es nicht ausgeschlossen sein lassen, dass auch noch grössere Tiefen als 500 m wirksam belichtet werden, ist entschieden nicht haltbar. Wer in dem köstlichen Werke von Paul Regnard „La vie dans les eaux“ (1891 p. 213) durch das Experiment belehrt wird, dass schon in einem Meter Tiefe die Intensität der Belichtung durch Absorption der Strahlen auf die Hälfte herabgesetzt wird, der wird es nicht befremdlich finden, wenn in relativ geringen Tiefen blinde Organismen leben.

Wenn Gerstaecker noch glauben konnte, dass die „viel gepriesene Anpassungstheorie“ gerade da uns im Stiche lasse, wo sie ihre Leistungsfähigkeit in besonderem Maasse zu dokumentiren habe, nämlich bei der Anpassung der Sehorgane an den Aufenthalt in der Tiefe, so hoffe ich den Leser überzeugt zu haben, dass sie im Gegentheile ihre Probe besteht. Das Studium der functionellen Anpassungen im Lichte der Descendenztheorie ist ein überaus anziehendes Gebiet und wenn hier ein bescheidener Versuch gemacht wurde, die Gestaltung der Sehorgane aus biologischen Gesichtspunkten heraus dem Verständniss näher zu bringen, so bin ich mir wohl bewusst, dass ich oft mag fehl gegriffen haben. Vieles ist uns noch räthselhaft, aber wo bliebe die Freude am Forschen, wenn nicht der Räthsel viele wären?

Litteraturverzeichniss.

Bovallius, C., Contributions to a monograph of the Amphipoda Hyperiidea, Part I, 1. 10 Taf. 1887 in: Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. Band 21 No. 5. — Part I, 2. 18 Taf. 1889 ibid. Band 22 No. 7.

— The Oxycephalids, in: Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal. Ser. III. Upsala 1890.

Boas, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken, in: Morpholog. Jahrb. Bd. 8, 1883, p. 485—579 Taf. 21—24.

Brandt, K., Ueber Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseethieren, in: Ergebnisse der Plankton-Expedition Bd. I A (2. Anhang zu Kap. IX p. 1—33) 1892.

Carrière, J., Die Sehorgane der Thiere vergleichend anatomisch dargestellt. München und Leipzig, 1885.

Chun, C., Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna, in: Bibliotheca zoologica, Heft I, 1887.

— Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise, II. Abtheil., in: Sitzungsber. K. Pr. Akad. d. Wissenschaften, Berlin, 1889, XXX. Taf. III.

— Ueber die Amphipoden-Familie der Scinidae Stebb. in: Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889 No. 308 u. 309.

— Leuchtorgan und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in grossen Meerestiefen, in: Biolog. Centralblatt 1893, Bd. XIII No. 17 u. 18.

Claparède, E., Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 10 p. 191—214, Taf. 12 bis 14. 1860.

Claus, C., Ueber einige Schizopoden und niedere Malakostraken Messina's, in: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 13, 1863 p. 422, Taf. 25—29.

— Zur Kenntniss des Baues und der Organisation der Polyphemiden, in: Denkschr. K. Akad. der Wissensch., Math. Naturw. Kl. Wien 1877, p. 137—160, mit 7 Taf.

Claus, C., Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. Zoolog. Institut Wien, Bd. 2. Wien 1879, p. 59—146, Taf. 1—8.

— Zur Kenntniss der Kreislaufsorgane der Schizopoden und Dekapoden, in: Arb. Zoolog. Institut Wien. Bd. 5, 1884, mit 9 Taf.

— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden, in: Arb. Zool. Institut, Wien. Bd. VI, 1886, p. 1—104, mit 12 Taf.

— Die Platysceliden, Wien 1887, mit 26 Taf.

Dana, J. D., United States Exploring Expedition, Vol. XIII. *Crustacea,* Philadelphia 1852, mit Atlas von 69 Taf.

Gerstaecker, A., Arthropoda, in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Schizopoda, p. 602—686. 1889.

Giesbrecht, W., Mittheilungen über Copepoden 8. Ueber das Leuchten der pelagischen Copepoden und das thierische Leuchten im Allgemeinen, in: Mitth. Zool. Stat. Neap. Bd. 11, 1895 p. 648—689.

Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen, m. 11 Taf. Göttingen 1879.

Herrick, F. H. and **Brooks, W. K.,** The Embryology and Metamorphosis of the Macroura, in: Nat. Acad. Sciences Vol. V Mem. 4 p. 325—464, mit 57 Taf. 1893.

Hofer, B., Die Vertheilung der Thierwelt im Bodensee nebst vergleichenden Untersuchungen in einigen anderen Süsswasserbecken, in: Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung, 1896.

Kroyer, H., Forsög til en monographisk Fremstilling af Kraebsdyrslaegten *Sergestes,* in: Kong. Danske Videnskab. Selsk. Skrifter. Bd. 4, 1859, p. 219 bis 303, mit 5 Taf.

Leydig, F., Naturgeschichte der Daphniden (Crustacea cladocera), mit 10 Taf. Tübingen 1860.

Monaco, Prince Albert I de, Sur les premières campagnes scientifiques de la „Princesse Alice" in: Compt. rend. Acad. Scienc. t. CXX. 7 Janv. 1895.

Müller, P. E., Danmarks Cladocera, in: Naturhistorisk Tidsskrift, III R. Bd. 5, p. 53—240, Taf. 1—6, Kopenhagen 1868.

Murray, J., The voyage of H. M. S. Challenger. Narrative of the Cruise, 1885.

Nusbaum, J., L'Embryologie de Mysis Chameleo (Thompson) in: Arch. Zool. Exp. IIe Sér. T. V. 1887 p. 123—202, Taf. 5—12.

Ortmann, A., Decapoden und Schizopoden der Plankton-Expedition. Kiel und Leipzig 1893, mit 7 Taf., 3 Karten.

Parker, G. H., The Histology and Development of the Eye in the Lobster, in: Bull. Mus. Comp. Zool. Cambr., Vol. 20 p. 1—58, m. 4 Taf. 1890.

— The compound eyes in Crustaceans, in: Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Vol. XXI, No. 2 p. 45 bis 140, mit 10 Taf. 1891.

— The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in *Astacus,* in: Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. 12, p. 1—73, Taf. 1—3. 1895.

Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 6, 1886, p. 542 bis 756, Taf. 28—32.

— Is the Ommatidium a Hear-bearing Sense Bud?, in: Anat. Anz. 5. Jahrg. No. 13 u. 14, p. 353 bis 359. 1890.

Regnard, Paul, Recherches expérimentales sur les conditions de la vie dans les eaux. Paris 1891.

Sars, M., Beskrivelse over den af ham i aaret 1856 opstillede *Tysanopoda norvegica*, in: Forhandl. i Vidensk. Selsk. Christiania 1864 (Aar 1863), p. 2—10.

Sars, G. O., Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège I. Mit 10 Taf. Christiania 1867.

— Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. I Monographi over de ved Norges Kyster forekommende *Mysider.* Christiania 1870—79. 1. Heft 1870 mit 5 Taf. 2. Heft 1872 mit 3 Taf. 3. Heft 1879 mit 34 Taf.

— The Voyage of H. M. S. Challenger. Report on the Schizopoda. Vol. XIII 1885, mit 38 Taf.

Schmidt, O., Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge, in: Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. XXX, Suppl. p. 1—12, Taf. I. 1878.

Semper, K., Reisebericht, in: Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 11. 1862 p. 100—108.

Smith, Sidney, J., The Abyssal Decapod Crustacea of the „Albatross" Dredgings in the North Atlantic, in: Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol. XVII, 5. Ser. March 1886 p. 187—198.

Stebbing, Th., Report on the Amphipoda. Report Scient. Res. Voy. Challenger Zool. Vol. 29. 1888.

— Descript. of nine new Species of Amphipodous Crustaceans from the Trop. Atlantic, in: Transact. Zool. Soc., London. Vol. XIII Part X Febr. 1895.

Szczawinska, Wanda, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides, in: Archives de Biol. T. X p. 523—566, m. 2 Taf. 1891.

Thompson, John Vaughan, Zoological Researches and Illustrations; or Natural History of nondescript or imperfectly known animals. Cork 1828—30. Memoir III. On the Luminosity of the Ocean, with descriptions of some remarkable species of Luminous Animals (Pyrosoma pigmaea and Sapphirina indicator) and particularly of the four new genera Nocticula, Cynthia, Lucifer and Podopsis, of the Shizopodae; p. 37—67. Pl. V bis VIII.

Vallentin, R. and **Cunningham, J. T.,** The Photospheria of Nyctiphanes Norvegica G. O. Sars, in: Quarterly Journal of Microscopical Science, p. 319—341, Taf. 23.

Viallanes, M. H., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Arthropodes, in: Ann. Sc. Nat. VII. Sér. Zool. T. XIII, p. 349 bis 384. Taf. 10 und 11. 1892.

Watase, S., On the Morphology of the Compound Eyes of Arthropods, in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 4 p. 287 mit 7 Taf. 1892.

Inhalts-Verzeichniss.

Tafel I.

Das Knospungsgesetz der Sarsiaden.

Auf allen Figuren sind die Tochterknospen mit A, B, C, D, E, F . . . bezeichnet, wobei A die älteste (proximale) Knospe, B, C, D . . . successive die jüngeren Knospen bedeuten. Die Ersatzknospen ersten Grades sind in entsprechender Weise mit a, b, c . . ., diejenigen zweiten Grades mit a', b', c' . . . und die Enkelknospen mit α, β, γ, δ, ε . . . bezeichnet.

Fig. 1–4. *Dipurena dolichogaster Haeck.* Nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 1. *Dipurena* mit fünf Knospengruppen. Die beiden obersten Tochterknospen haben sich vom Manubrium losgelöst. Vergrösserung ca. . . . . $\frac{50}{1}$

Fig. 2. Manubrium mit 7 Knospengruppen. Die älteste Tochterknospe hat sich losgelöst $\frac{50}{1}$

Fig. 3. Die Knospengruppe D (Fig. 2) bei stärkerer Vergrösserung . . . . $\frac{168}{1}$

Fig. 4. Eine weit entwickelte Tochterknospe mit Enkelknospen und Ersatzknospe. Der vorderste Ocellarbulbus und Tentakel ist nicht eingezeichnet, um die Enkelknospen deutlicher zu zeigen . . . . $\frac{86}{1}$

Fig. 5. *Sarsia gemmifera Forbes* mit 5 Knospengruppen. Die älteste Tochterknospe (A) steht dicht vor der Loslösung. su. Subumbrella. x Subumbralsack . . . . . $\frac{45}{1}$

Fig. 6. *Sarsia gemmifera.* Eben frei gewordene junge Meduse mit 5 Tochterknospen ohne Ersatz- und Enkelknospen . . . . $\frac{45}{1}$
Der vorderste Ocellarbulbus mit Tentakel ist nicht eingezeichnet.

Tafel II.

Knospungsgesetz und Knospenentwicklung von Rathkea octopunctata Sars.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

b. t.	Tentakelbulbus	ma	Manubrium
c	Radiärgefäss	mu	Muskulatur der Subumbrella
c. c	Ringgefäss	o	Mundöffnung
camp	Glockenkern	pg	Pigment
ek	Ektoderm	sin	Subumbralsack
en	Entoderm der Muttermeduse	st	Mundgriffel
en'	Entoderm der Tochterknospen	su	Ektoderm der Subumbrella
enl	Gefässlamelle	t	Tentakel
g	Magen	taen	Interradiale Entodermwülste
gl	entodermale Drüsenzellen	u	Umbrellargallerte
l	Stützlamelle	ve	Velum

Sämmtliche Figuren sind Prismazeichnungen mit Benutzung eines Winkel'schen Instrumentes. Auf mehreren Figuren ist das Ektoderm mit bläulichem, das Entoderm mit braunem Ton angegeben.

Die Tochterknospen sind ihrem Alter entsprechend mit fortlaufenden arabischen Ziffern, die Enkelknospen mit römischen Ziffern bezeichnet.

Fig. 1—4. Manubrien der *Rathkea octopunctata* mit ansitzenden Tochter- und Enkelknospen.

Vergr.

Fig. 1. Manubrium mit 4 Knospenkreisen; seitliche Ansicht . . . . $\frac{92}{1}$

Fig. 2. Manubrium mit 3 Knospenkreisen; die älteste Knospe (1) hat sich bereits losgelöst . . . . $\frac{92}{1}$

Fig. 3. Manubrium von der Mundöffnung aus gesehen mit 2 Knospenkreisen . . . . . $\frac{110}{1}$

Fig. 4. Manubrium mit 4 Knospenkreisen; seitliche Ansicht . . . . $\frac{92}{1}$

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Manubrium mit 4 Knospenkreisen. Die Mundgriffel sind nach einem späteren Schnitt eingezeichnet . . . . $\frac{140}{1}$

Fig. 6—9. Längsschnitte durch die Tochterknospen des letzten Kreises. Die Proximalseite ist nach oben, die Distalseite nach unten gekehrt; die vorausgehenden älteren Knospen (x) sind nur theilweise angedeutet. Alle Figuren sind nach Winkel's homogener Immersion $^1/_{14}$ gezeichnet.

Vergr.

Fig. 6. Jüngste Knospenanlage . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 7. Knospe mit beginnender Differenzirung des Knospenentoderms. y Zellen von indifferentem Charakter . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 8. Weiter entwickelte Knospe mit Entodermsack . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 9. Aeltere Knospe (9) mit ovalem Entodermsack und deutlich abgesetztem Material für eine junge Knospe (13) . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 10. Querschnitt durch eine Tochterknospe, welche gerade die acht Tentakelanlagen ausgebildet hat . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 11. Querschnitt durch eine Tochterknospe, welche zum Ablösen reif ist, in der Höhe des ersten Kreises der Enkelknospen . . . . $\frac{255}{1}$

sin. Sackförmige Hohlräume, welche durch Abheben der Subumbralmuskulatur gebildet werden.

Fig. 12. Längsschnitt durch eine Tochterknospe mit zwei Anlagen von Enkelknospen. Die Gastralhöhle des Mutterthieres communicirt mit derjenigen der Tochterknospe; die Grenze zwischen dem mütterlichen Entoderm und Knospenentoderm ist noch scharf zu erkennen . . . . $\frac{380}{1}$

Fig. 13. Basaler Theil eines Längsschnittes durch eine fast ausgebildete Tochterknospe mit zwei Enkelknospen (II und VI) . . . . $\frac{560}{1}$

Fig. 14. Querschnitt durch eine junge Knospe . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 15. Horizontal (parallel dem Schirmrand) geführter Schnitt durch einen Tentakelbulbus.

Fig. 16. Längsschnitt durch ein in die Gastralhöhle des Mutterthieres einmündendes Radiärgefäss . . . . $\frac{510}{1}$

Tafel III.

Auricularia nudibranchiata.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

a. Anus
amb. Ambulacralsystem
coec. Blinddarm *(coecum)*
ent. Enterocöl
int. Mitteldarm *(intestinum)*
l. oe. Schenkel der oralen Wimperschnur im Oesophagus *(linea oesophagea)*
l. s. Schenkel der oralen Wimperschnur in der Mundrinne *(linea sulci)*
lv. ab. a. Vordere Partie der aboralen Wimperschnur *(linea vibratilis aboralis anterior)*
lv. ab. p. Hintere Partie der aboralen Wimperschnur *(linea vibratilis aboralis posterior)*
lv'. do. Dorsaltheil der Längsschnur *(linea vibratilis longitudinalis dorsalis)*
lv'. v. Ventraltheil der Längsschnur *(linea vibratilis longitudinalis ventralis)*
lv. or. Orale Wimperschnur *(linea vibratilis oralis)*
n. Nervensystem
o. Mundöffnung
oes. Vorderdarm *(oesophagus)*
p. Rückenporus
re. Enddarm *(rectum)*
s. l. Seitenrinne *(sulcus lateralis)*
s. v. Mund- und Bauchrinne *(sulcus ventralis)*
ve. Mundsegel *(velum)*

Sämtliche Figuren sind bei 33facher Vergrösserung mit dem Prisma nach in Osmium- und Chromosmiumsäure conservirten Exemplaren entworfen.

Fig. 1. Junge Larve der *Auricularia nudibranchiata* (9. Febr. 1888) von der rechten Seite gesehen.
Die römischen Ziffern I—X bezeichnen die 10 Hauptäste der longitudinalen Wimperschnur.

Fig. 2. Dieselbe Larve von der Bauchseite.

Fig. 3. Aeltere Larve (12. Jan. 1888) von der linken Seite. (I—X wie bei Fig. 1.)

Fig. 4. Dieselbe Larve von der Rückenseite.

Fig. 5. Aelteste Larve (13. März 1888) von der rechten Seite. (I—X wie bei Fig. 1.)

Fig. 6. Dieselbe Larve von der Rückenseite.

Tafel IV.

Auricularia nudibranchiata.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

a. Anus
amb. Ambulacralsystem
$c^1 \ldots c^6$. Ambulacralkanäle
ce. Bildungszellen der Rädchen
ent. Enterocöl
int. Mitteldarm *(intestinum)*
la. inf. Unterlippe *(labrum inferius)*
la. su. Oberlippe *(labrum superius)*
l. oes. Schenkel der oralen Wimperschnur im Oesophagus
l. s. Schenkel der oralen Wimperschnur in der Mundrinne
lv. ab. a. Vordere Partie der aboralen Wimperschnur
lv. ab. p. Hintere Partie der aboralen Wimperschnur
lv'. do. Dorsaltheil der Längsschnur
lv'. ve. Ventraltheil der Längsschnur
lv. or. Orale Wimperschnur
mod. Nabe des Rädchens *(modiolus)*
n. Nervensystem
o'. Mundfurche
oes. Vorderdarm *(oesophagus)*
p. Rückenporus
rad. Radspeiche *(radius)*
re. Enddarm *(rectum)*
rot. Radumfang *(rota)*
s'. Uebergang der Bauchfurche in die Seitenfurche
se. Secret der Bildungszellen der Rädchen
s. l. Seitenrinne *(sulcus lateralis)*
s. v. Bauchrinne *(sulcus ventralis)*
ve. Mundsegel *(velum)*

Sämtliche Zeichnungen nach Osmium-, resp. Chromosmiumpräparaten.

		Vergr.
Fig. 1.	Wimperschnüre und innere Organe einer jungen Larve von *Auricularia nudibranchiata* (Taf. III Fig. 1) von der linken Seite . . . . y Fortsatz des Ambulacralsystems.	$\frac{52}{1}$
Fig. 2.	Mundregion der grossen Larve (Taf. III Fig. 5 u. 6) von der Bauchseite . . .	$\frac{52}{1}$
Fig. 3.	Uebergang der Seitenrinne in die Bauchrinne bei der grossen Larve	$\frac{52}{1}$
Fig. 4.	Ambulacralanlage der auf Taf. III Fig. 3 dargestellten Larve . . . . y Fortsatz.	$\frac{52}{1}$
Fig. 5.	Ambulacralsystem der grossen Larve (Taf. III Fig. 6) in dorsaler Ansicht . . . x und x' Anlagen von Ambulacralkanälen.	$\frac{52}{1}$
Fig. 6.	Dasselbe wie Fig. 5 von der linken Seite	$\frac{52}{1}$
Fig. 7.	Bindegewebezelle aus der Gallerte einer grossen Larve	

Vergr.

Fig. 8. Mehrkernige Bindegewebezellen
8a von *Auricularia nudibranchiata*
8b von Synaptalarven (Neapel) . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 9. Vielkernige Bindegewebezellen der *Auric. nudibr.* . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 10. Mesodermzellen mit grosser Vakuole (va) und wandständigem Kerne . . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 11. Mesodermzellen mit körnigem Inhalt (Bildnerinnen der späteren Kalkkörper) . $\frac{750}{1}$
a aus der Nähe des Afters, b dem Steinkanal ansitzend.

Fig. 12. Bildungszellen der Kalkkugeln (Synaptalarven aus Neapel) . . . . $\frac{750}{1}$
a u. b einkernig, c vielkernig.

Fig. 13. Oberflächlich gelegene vielkernige Bildungszellen der Rädchen . . . . $\frac{750}{1}$
(*Auric. nudibr.*)

Fig. 14. Vierkernige Bildungszelle der Rädchen einer Synaptalarve (Neapel), welche einen Sekretballen (se) ausgeschieden hat.

Fig. 15—22. Entwicklung der Rädchen bei *Auric. nudibr.*

Fig. 15. Der Sekretballen hat mützenförmige Form angenommen; eine Zelle sitzt der Spitze auf . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 16. Anlage der Radspeichen in der Aufsicht . . . . $\frac{410}{1}$

Fig. 17. Dieselbe Anlage, älteres Stadium . . . . $\frac{410}{1}$

Fig. 18. Radanlage von der Seite gesehen . . . . $\frac{750}{1}$
a im optischen Durchschnitt
b in der Profilansicht.

Fig. 19. Radanlage im optischen Durchschnitt; die Bildungszellen sind mit einer Ausnahme (ee') noch zu einem Häufchen vereinigt . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 20. Anlage eines Theiles des Radumfanges . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 21. Aeltere Radanlage im optischen Durchschnitt . . . . $\frac{750}{1}$
Die Nabe (mod.) ist gebildet und die Zellen sind auseinandergerückt.

Fig. 22. Aeltere Radanlage im optischen Durchschnitt; links ist eine Speiche, rechts der Zwischenraum zwischen zwei Speichen angegeben . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 23. Radanlage einer Synaptalarve (Neapel) mit 4 Bildungszellen . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 24—28. Aelteste Stadien der Radanlage bei *Auric. nudibr.*

Fig. 24. Radanlage entkalkt mit den auseinanderrückenden Bildungszellen . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 25. Fertiges Rädchen in der Profilansicht, nur wenig entkalkt . . . . $\frac{750}{1}$
x Kalkstücke, welche den oberen Theil des Radumfanges bilden.

Fig. 26. Ausgebildetes Rädchen mit dem Strahlenkranz (y) an seiner Peripherie . . . . $\frac{410}{1}$

Fig. 27. Ausgebildetes Rädchen schräg von oben gesehen . . . . $\frac{410}{1}$

Fig. 28. Theilweise entkalktes Rädchen mit den zwischen die Speichen gerückten Bildungszellen . . . . $\frac{750}{1}$

Tafel V.

Die Nauplien der Lepaden.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

abd. Abdominalanlage.
an. After.
at' Vordere Antennen.
at'' Hintere Antennen.
c. Schildhörner.
c. lat. Seitliche Schildhörner.
c. post. Hintere Schildhörner.
cd. Schwanz.
com. Schlundring.
d. ant. Vorderzähne der Oberlippe.
d. lat. Seitenzähne der Oberlippe.
d. post. Hinterzahn der Oberlippe.
du. gl. Ausfuhrgang der Schilddrüsen.
en. Endopodit.
ex. Exopodit.
fil. Frontales Sinnesorgan.
fl. cd. Flexor des Schwanzes.
fl. sp. cd. Flexor des Schwanzstachels.
fr. Seitliche Stirnhörner.
fr' Mittlere Stirnhörner.
gl. Drüsenzellen.
gl. fr. Drüsen der Stirnhörner.
gl. lbr. Drüsen der Oberlippe.
gl. sup. Obere Drüsen der Oberlippe.
int. Mitteldarm.
l. ant. Vorderer Hirnlappen.
l. post. Hinterer Hirnlappen.
l. opt. Augenlappen.
lbr. Oberlippe.
md. Mandibularfüsse.
mu. Muskeln.
n. Nerv.
o. Mund.
oc. Naupliusauge.
oes. Oesophagus.
re. Rektum.
s. do. Dorsale Stechborste der Stirnhörner.
s. ve. Ventrale Stechborste der Stirnhörner.
sc. Rückenschild.
sp. abd. Abdominalhaken.
sp. do. Rückenstachel.
sp. cd. Schwanzstachel.
sp. post. Hintere Abdominalhaken.
th. abd. Thoraco-Abdominalanlage.
u. Schildbuckel.

Fig. 1—4. Nauplius eques. Fig. 5—15. Nauplius hastatus.

Vergr.

Fig. 1. *Nauplius eques.* Von der linken Seite gesehen . . . . $\frac{33}{1}$
Fig. 2. Rückenschild von oben gesehen. Der Rückenstachel ist abgeschnitten; Darm und Nervensystem schimmern hindurch . . . . $\frac{80}{1}$
Fig. 3. Seitliches Stirnhorn; Spitze mit dem Ausfuhrgang der Drüsen und Stechborsten $\frac{270}{1}$

Vergr.

Fig. 4. Unterlippe von der rechten Seite . . . . $\frac{188}{1}$

d. sup. Obere Seitenzähne der Unterlippe.

Fig. 5. *Nauplius hastatus.* Von der rechten Seite . . . . $\frac{25}{1}$

Fig. 6. Rückenschild von oben gesehen. Der braunroth pigmentirte Darm und das Nervensystem mit dem Naupliusauge schimmern hindurch . . . . $\frac{80}{1}$

a und b. Die in Fig. 12 a und b vergrössert dargestellten Drüsen.

Fig. 7. *N. hastatus* von der rechten Seite gesehen zur Demonstration der inneren Organe. Der Darm ist im optischen Längsschnitt dargestellt und der Schlundring ist nach Combination aus Längsschnitten eingetragen. mu. lbr. Muskeln, welche sich an der Basis der Oberlippe ansetzen. mu. at', mu. at'' und mu. md. Levatoren der ersten und zweiten Antennen und der Mandibeln; nur ihre obere Partie ist eingezeichnet. mu. tr. Adduktoren der Extremitäten im Querschnitt. f. dem Darm aufliegende Fasern. mu. rad. zum Oesophagus verlaufende Radiärfasern . . . . $\frac{80}{1}$

Das Präparat war nach Färbung mit Pikrokarmin etwas gequollen.

Fig. 8. Oberlippe von vorne gesehen . . . . $\frac{75}{1}$

prox. Proximalabschnitt, dist. Distalabschnitt der Oberlippe.

Fig. 9. Oberlippe von unten gesehen.

Fig. 10. Die Bögen der Wimperborsten von der Seite gesehen . . . . $\frac{270}{1}$

arc. ant. Vorderer Bogen. arc. ex. mx. Aeusserer Maxillarbogen. arc. pmx. Innerer Maxillarbogen. arc. fl. Die beiden Flexorbögen. arc. an. Analbogen.

Fig. 11. Seitliches Stirnhorn von oben gesehen . . . . $\frac{180}{1}$

z. Bindegewebezellen, welche Ausläuter an die Drüsen entsenden.

Fig. 12. a und b. Drüsenzellen des Rückenschildes (vergl. Fig. 6 a und b) . . . . . $\frac{270}{1}$

va. Vakuolen. nu. Kerne. ek. Kerne der ektodermalen Matrixzellen. x. Kleines Drüsenzellenpaar. y. Drüsenzellen, welche noch keinen Ausfuhrgang gebildet haben.

Fig. 13. Zellen des Mitteldarmes . . . . $\frac{750}{1}$

cut. Cuticularsaum. pg. Pigmentkörnchen.

Fig. 14. Metanauplius mit der Anlage der Cypris-Puppe . . . . $\frac{80}{1}$

Die inneren Theile sind durch Osmiumbehandlung geschwärzt. mx' Anlage des ersten, mx'' des zweiten Maxillenpaares. Der Flexor des Schwanzstachels (fl.) ist eine Strecke weit hinter dem Abdomen erhalten.

Fig. 15. Anlage der Haftantenne innerhalb der ersten Nauplius-Antenne.

II u. IV zweites und viertes Segment der Haftantenne. ac. Saugnapf. a und b. Anlagen des kolbenförmigen Riechanhangs und der Fiederborsten. ax. Reste der Achsenfäden.

Tafel VI.

Die Nauplien der Lepaden.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

abd. Abdominalanlage.
an. After.
at' Vordere Antennen.
at" Hintere Antennen.
c. Schildhörner.
c. lat. Seitliche Schildhörner.
c. post. Hintere Schildhörner.
cd. Schwanz.
d. ant. Vorderzähne der Oberlippe.
d. lat. Seitenzähne der Oberlippe.
d. post. Hinterzahn der Oberlippe.
du. gl. Ausfuhrgang der Schilddrüsen.
en. Endopodit.
ex. Exopodit.
fil. Frontales Sinnesorgan.
fl. cd. Flexor des Schwanzes.
fl. sp. cd. Flexor des Schwanzstachels.
fr. Seitliche Stirnhörner.
fr' Mittlere Stirnhörner.
gl. Drüsenzellen.
gl. fr. Drüsen der Stirnhörner.
gl. lbr. Drüsen der Oberlippe.
gl. sup. Obere Drüsen der Oberlippe.
int. Mitteldarm.
l. ant. Vorderer Hirnlappen.
l. post. Hinterer Hirnlappen.
l. opt. Augenlappen.
lbr. Oberlippe.
md. Mandibularfüsse.
mu. Muskeln.
n. Nerv.
o. Mund.
oc. Naupliusauge.
oes. Oesophagus.
re. Rektum.
s. do. Dorsale Stechborste der Stirnhörner.
s. ve. Ventrale Stechborste der Stirnhörner.
sc. Rückenschild.
sp. abd. Abdominalhaken.
sp. do. Rückenstachel.
sp. cd. Schwanzstachel.
sp. post. Hintere Abdominalhaken.
th. abd. Thoraco-Abdominalanlage.
u. Schildbuckel.

Fig. 1—6, 13, 16 und 17 beziehen sich auf den Nauplius hastatus.
Fig. 7—12, 14, 15, 18 Nauplius loricatus.

Vergr.

Fig. 1. Die Extremitätenpaare des *Nauplius loricatus* von der linken Seite gesehen. . . 60/1
Die Exopoditenglieder der beiden hinteren Extremitäten sind mit arabischen Ziffern, die Endopoditenglieder mit römischen bezeichnet. proc. Kaufortsatz der zweiten Antenne.

		Vergr.
Fig. 2.	Endopodit der zweiten Antenne mit dem langgezogenen Ganglion (ga.) und den in die Borsten eintretenden Achsenfäden (ax.)	$\frac{270}{1}$
Fig. 3.	Zwei Endborsten der Innenseite (Fig. 2) des Endopoditen mit einstrahlenden Achsenfäden (ax.)	$\frac{410}{1}$
Fig. 4.	Die 3 Borsten des zweiten Endopoditengliedes (Fig. 2)	$\frac{410}{1}$
	Fig. 2—6 nach mit Chromosmiumsäure behandelten Präparaten.	
Fig. 5.	Anfangstheil der Schwimmborsten am 6ten u. 7ten Exopoditenglied der zweiten Antenne mit Matrixkernen (ma.) und Kernen (nu.) der Achsenfäden (ax.). Nach Behandlung mit Sublimat	$\frac{410}{1}$
Fig. 6.	Querschnitt durch den Oesophagus des *Nauplius loricatus*	$\frac{750}{1}$
	mu. rad. Radiärmuskeln (Dilatatoren). mu. circ. Ringmuskelfasern.	
Fig. 7.	*Nauplius loricatus* von der linken Seite	$\frac{33}{1}$
Fig. 8.	Spreulöffel des seitlichen Stirnhorns	$\frac{180}{1}$
Fig. 9.	Linke zweite Antenne von hinten gesehen	$\frac{80}{1}$
	proc. Kaufortsatz des ersten, z Fortsatz des zweiten Protopoditengliedes.	
Fig. 10.	Rückenschild von oben gesehen	$\frac{60}{1}$
	Die Muskelansätze (mu) der Extremitätenlevatoren sind eingezeichnet. fl. Ansatzstellen der Flexoren des Schwanzes und des Schwanzstachels (fl'). Die vordere Partie des Nervensystemes und der Mitteldarm schimmern hindurch.	
Fig. 11.	Rückenschild, Schwanz und Schwanzstachel von hinten gesehen.	
Fig. 12.	Mandibel mit ihrem Endopodit und Oberlippe von hinten gesehen.	
	pr' u. pr''. Erstes und zweites Protopoditenglied.	
Fig. 13.	Vordere Partie des Nervensystemes von *Nauplius hastatus*	$\frac{180}{1}$
Fig. 14.	Nervensystem des *Nauplius loricatus* aus einer Serie von Horizontalschnitten combinirt	$\frac{140}{1}$
	n. lbr. Oberlippennerv. n. at', n. at'' und n. md. Nerven der ersten u. zweiten Antenne und der Mandibeln. n. post. In die hintere Körperregion verlaufender Nerv. a. Quercommissur. oes. Querschnitt des Oesophagus.	
Fig. 15.	Kaufortsatz der zweiten Antenne des *Nauplius loricatus*	$\frac{180}{1}$
Fig. 16.	Längsschnitt durch die Thoraco-Abdominalanlage des *Nauplius hastatus*	$\frac{220}{1}$
	ma. Matrix der dorsalen Chitinlage. mx. Anlage der Maxille. I . . . . . VI Anlagen der Rankenfüsse.	
Fig. 17.	Anlagen der II—IVten Rankenfüsse	$\frac{750}{1}$
	ma. Matrix der Chitinlamelle (ch). mes. Mesodermzellen.	
Fig. 18.	Metanauplius des *Nauplius loricatus*. Hintere Körperregion von der rechten Seite.	
	mx. Maxille. I . . . VI Rankenfüsse. x. Der Histolyse anheim gefallener Inhalt des Schwanzstachels. y. Degenerirtes Gewebe hinter der Abdominalanlage.	

Tafel VII.

Männchen der Phronima sedentaria Forsk.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

at′ Erste Antenne.
at″ Zweite Antenne.
carp. Carpus.
d. a., d. m., d. p. Vorderer, mittlerer und hinterer Carpalzahn.
dact. Daktylus.
f. Fasern der Sinneszellen.
fem. Femur.
fl. Flagellum.
ga. Ganglion.
gen. Genu (Kniesegment).
gl. Drüsenzellen.
m. ext. carp. Strecker des Carpus.
m. ext. dact. Strecker des Daktylus.
m. ext. gen. Strecker des Kniesegmentes.
m. ext. mcarp. Strecker des Metacarpus.
m. ext. tb. Strecker der Tibia.
m. fl. dact. Beuger des Dactylus.
m. fl. mcarp. Beuger des Metacarpus.
m. fl. tib. Beuger der Tibia.
ma. Kerne der Matrixzellen.
mcarp. Metacarpus.
n. Nerv ($n^{5 \cdots 7}$ Beinnerven des fünften bis siebenten Paares).
o. Mündung der *vasa deferentia.*
s. kolbenförmige Sinnesfäden.
s′ Spürhaare.
sens. Sinnesepithel.
sept. Septen, welche die Bluträume begrenzen.
sp. Spermatophore.
$st^{I, II, III}$ Schaftglieder der Antennen.
tb. Tibia.
te. Hoden.
v. d. *Vas deferens.*
x. Basaltheil der Sinneshaare.

		Vergr.
Fig. 1.	Erwachsenes geschlechtsreifes Männchen der *Phronima sedentaria* von der rechten Seite (Villafranca)	$\frac{12}{1}$
Fig. 2.	Jugendliches Männchen aus grösserer Tiefe (Neapel)	$\frac{14}{1}$
Fig. 3.	Männchen von mittlerer Grösse; Kopf und Brustregion von oben gesehen (Villafranca)	$\frac{80}{1}$
Fig. 4.	Fünfter rechter Brustfuss eines erwachsenen Männchens	$\frac{80}{1}$
Fig. 5.	Scheerenhand eines jugendlichen Männchens (Fig. 2)	$\frac{50}{1}$
Fig. 6.	Die beiden Antennen eines jugendlichen Männchens	$\frac{80}{1}$
Fig. 7.	Linke erste Antenne eines erwachsenen Männchens . . . . Die Geisselglieder sind mit fortlaufenden Zahlen (2 . . . 8) bezeichnet; das letzte Geisselglied (8) hat noch nicht seine definitive Länge erreicht.	$\frac{80}{1}$
Fig. 8.	Querschnitt durch den Proximalabschnitt der ersten Geisselglieder eines jüngeren Männchens (at′)	$\frac{80}{1}$

Vergr.

Fig. 9. Querschnitt durch den Distalabschnitt: aus derselben Serie wie Fig. 8 . . . . $\frac{188}{1}$

Fig. 10. Längsschnitt durch das Zellpolster unter den Spürhaaren. Erwachsenes Männchen (vergl. Fig. 7): Chromosmiumpräparat . . . . $\frac{620}{1}$

Fig. 11. Ganglienzellen, welche unter dem Sinnespolster liegen (ga' Fig. 10) . . . . . $\frac{620}{1}$

Fig. 12. Faserstrang, welcher aus dem Ganglion in die Basis (x) eines kolbenförmigen Sinnesschlauches eintritt. Chromosmiumpräparat: erwachsenes Männchen . . . $\frac{410}{1}$

Fig. 13. Theil des drüsigen Zellstranges im Längsschnitt . . . . $\frac{620}{1}$

Fig. 14. Geisselglieder (2 . . . 8) der ersten Antenne; grösstes Männchen (Villafranca) . . $\frac{80}{1}$

Fig. 15. Zweite Antenne des grössten Männchens . . . . $\frac{80}{1}$

Die Geisselglieder sind mit 1 . . . 13 numerirt.

Fig. 16. Zweite Antenne eines jungen Männchens (Orotava) . . . . $\frac{80}{1}$

Tafel VIII.

Fig. 1—6. Phronima Colletti Bov. — Fig. 7—9. Phronima sedentaria .

Allgemein giltige Bezeichnungen:

carp. Carpus.
d. a., d. m., d. p. Vorderer, mittlerer und hinterer Metacarpalzahn.
dact. Daktylus.
$f^1 \ldots f^4$ Bündel der contraktilen Fibrillen.
fem. Femur.
ga. Ganglion.
gen. Genu (Kniesegment).
gl. Drüsen.
m. ext. carp. Strecker des Carpus.
m. ext. gen. Strecker des Kniesegmentes.
m. ext. tb. Strecker der Tibia.
m. ext. mcarp. Strecker des Metacarpus.
m. fl. dact. Beuger des Dactylus.
m. fl. mcarp. Beuger des Metacarpus.
m. fl. tib. Beuger der Tibia.
m. lat. Seitenmuskeln im Stielgliede der Abdominalfüsse.
m. post. Hintere Muskeln der Abdominalfüsse.
m. r. Muskeln der Ruderäste.
o. Mündung der *vasa deferentia*.
pr. Rindenschichte der Muskelbündel.
sept. Septum, welches die Bluträume abgrenzt.
sin. ant. & post. Vorderer und hinterer Blutsinus im Carpus.
sp. Spermatophore.
tb. Tibia.
te. Hoden.

Vergr.

Fig. 1. Weibchen der *Phronima Colletti*. Aus grösserer Tiefe vor Madeira. Nach dem Leben gezeichnet . . . . $\frac{10}{1}$

Fig. 2. Geschlechtsreifes Männchen der *Phronima Colletti*. Aus grösserer Tiefe vor Las Palmas . . . . $\frac{25}{1}$

Fig. 3. Rechte Greifhand des in Fig. 2 abgebildeten Männchens von der Aussenseite . . $\frac{80}{1}$
x Gelenk des Metacarpus.

Fig. 4. Linke Greifhand eines erwachsenen Weibchens aus grösserer Tiefe; von der Aussenseite . . . . $\frac{80}{1}$

Fig. 5. Linke Greifhand eines im Februar 1888 an der Oberfläche (Orotava) gefischten Weibchens; von der Aussenseite . . . . $\frac{38}{1}$

Fig. 6. Querschnitt durch den Carpus eines jüngeren Männchens von *Phr. Colletti* . . . . $\frac{140}{1}$
nu. Kerne in der Rindenschichte.

Vergr.

Fig. 7. Vordere Drüsengruppe aus dem Carpus des fünften Brustfusses eines erwachsenen Männchens von *Phr. sedentaria.* Chromosmiumpräparat . . . . $\frac{620}{1}$

Fig. 7a. Die Verschlusszelle einer Carpaldrüsengruppe von *Phr. Colletti* ♂ im Längsschnitt $\frac{510}{1}$
se Sekretballen.

Fig. 8. Erstes Abdominalsegment eines mittelgrossen Männchens von *Phr. sedentaria* . . $\frac{38}{1}$
Die Abdominalmuskeln sind mit 1 . . . 10 numerirt.
y Pyramidenförmiger Muskel im äusseren Ruderast.
x Längsmuskel des Ruderastes.

Fig. 9. Stielglied eines Abdominalfusses in der Aufsicht; erwachsenes Männchen der *Phr. sedentaria* . . . . $\frac{38}{1}$

Tafel IX.

Stylocheiron mastigophorum Chun.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

abd. Abduktor der Greifhand.
add. Adduktor der Greifhand.
at'. Erste (innere) Antennen.
at''. Zweite (äussere) Antennen.
carp. Carpus.
dact. Daktylus.
en. Endopodit.
ex. Exopodit.
fl. Geissel (flagellum).
fl. inf. } Untere und obere Geissel der ersten
fl. sup. } Antenne.
ga. Ganglion des ♂ in der ersten Antenne.
gen. Kniesegment (genu).
lb. Oberlippe.
l. i. Obere Laden der Maxillen.
l. s. Untere Laden der Maxillen.
mcarp. Metacarpus.
mu. Muskeln resp. Muskelsehnen.
oc. fr. Frontalauge.
oc. lat. Seitenauge.
p. Palpus der Maxillen.
pgn. Paragnathen.
ph. Leuchtorgan.
s. Sinnesborsten.
sq. Schuppe (squama).

Die Glieder des Protopoditen (Basalglied und Stammglied) sind mit I und II bezeichnet.

Vergr.

Fig. 1. Jüngeres Weibchen von *Stylocheiron mastigophorum* von der linken Seite nach dem Leben gezeichnet. Atl. . . . . $\frac{18}{1}$
(Vergl. die Abbildung eines älteren Weibchens in: Bibl. Zool. Heft 1. Taf. IV, Fig. 1.)

Fig. 2. Rostrum und linkes Auge eines erwachsenen Weibchens von unten. Atl. . . . . $\frac{40}{1}$

Fig. 3. Rostrum und rechtes Auge eines erwachsenen Männchens von oben. Atl. . . . $\frac{40}{1}$

Fig. 4. Erste und zweite Antennen des Männchens von unten. Atl. . . . . $\frac{40}{1}$
I, II, III die Schaftglieder der zweiten Antenne.

Fig. 5. Erste Antenne des Weibchens. Medit. . . . . $\frac{50}{1}$
I, II, III die Schaftglieder. Auf dem ersten Schaftglied sind die Ansatzstellen der grossen Sinnesborsten (s) angegeben.

Fig. 6. Mandibel ♀ Medit. . . . . $\frac{70}{1}$

Fig. 7. Kaurand der Mandibel . . . . $\frac{220}{1}$

		Vergr.
Fig. 8.	Erste Maxille ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 9.	Zweite Maxille ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 10.	Erster Thorakalfuss ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 11.	Zweiter Thorakalfuss ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 12.	Basaler Abschnitt des dritten Thorakalfusses ♀ Medit.	$\frac{80}{1}$
Fig. 13.	Greifhand des dritten Thorakalfusses ♀ Medit.	$\frac{112}{1}$
Fig. 14.	Greifhand des dritten Thorakalfusses ♀ Atl.	$\frac{188}{1}$
Fig. 15.	Vierter Thorakalfuss ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 16.	Fünfter Thorakalfuss ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 17.	Sechster Thorakalfuss ♀ Medit.	$\frac{80}{1}$
Fig. 18.	Kiemenbüschel des sechsten Thorakalfusses (Fig. 17) in seitlicher Ansicht	$\frac{80}{1}$
Fig. 19.	Siebenter Thorakalfuss ♀ Medit.	$\frac{80}{1}$
Fig. 20.	Achter Thorakalfuss mit Kiemenbüschel ♀ Medit.	$\frac{80}{1}$
Fig. 21.	Achter Thorakalfuss isolirt ♂ Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 22.	Sechster, siebenter und achter Thorakalfuss ($p^6 \dots p^8$) ♂ Atl. x. Männliche Genitalöffnung.	$\frac{80}{1}$
Fig. 23.	Erster Pleopode des Weibchens	$\frac{80}{1}$
Fig. 24.	Erster Pleopode des Männchens. Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 25.	Innenlappen des männlichen Endopoditen (Fig. 24)	$\frac{188}{1}$
Fig. 26.	Zweiter Pleopode des Männchens von der Seite. Atl.	$\frac{80}{1}$
Fig. 27.	Schwanzfächer. ♀ Atl.	

Tafel X.

Stylocheiron mastigophorum Chun.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

a. Ventralplatte des Kaumagens.
a. cer. arteria cerebralis.
a. ceph. aorta cephalica.
a. ophth. arteria ophthalmica.
an. After.
b. Seitenplatte des Kaumagens.
c. obere Seitenplatte des Kaumagens.
c. front. Stirnherz.
chrom. Chromatische Substanz der Eikerne.
coec. Blinddarm des Rektums.
f. Sichelfalte des Kaumagens.
foll. Follikelepithel.
g. Ventraler Pylorialwulst.
ga. Ganglion neben dem Rektum.
g. abd. Abdominalganglion im sechsten Segment.
germ. Keimstätte des Ovariums.
hep. Leberschläuche.
int. Darm.
mu. Muskelbündel.
nu. Kern.
py. Pylorus.
re. Rektum.
sin. Lebersinus.
sperm. Spermatophoren.
s. sperm. Spermatophorensack.
test. Hoden.
v. def. vas deferens.

Vergr.

Fig. 1. Querschnitt durch den Ventraltheil der Mitte des Kaumagens. Sublimatbehandlung $\frac{220}{1}$
x. Untere bogenförmig gekrümmte Borsten.
y. Obere gerade Borsten.

Fig. 2. Querschnitt durch den ventralen pylorialen Abschnitt des Kaumagens. Sublimatbehandlung . . . . $\frac{220}{1}$

Fig. 3. Längsschnitt durch den pylorialen Abschnitt des Kaumagens. Sublimatbehandlung $\frac{220}{1}$
Die punktirte Linie deutet die Richtung des Querschnittes Fig. 2 an.

Fig. 4. Querschnitt durch die Leber in der Höhe ihrer Einmündung in den Pylorus. Ein kleiner Theil des Kaumagens ist noch getroffen . . . . $\frac{92}{1}$
s. ven. Venensinus zwischen den Leberschläuchen.

Fig. 5. Einer der hinteren Leberschläuche. Chromosmium . . . . $\frac{220}{1}$

Fig. 6. Das sechste Abdominalsegment mit dem Enddarm und den Ganglien . . $\frac{92}{1}$

Vergr.

Fig. 7. Das Stirnherz eines weiblichen Exemplares in der Diastole . . . . $\frac{220}{1}$

Fig. 8. Schnitt durch ein Stirnherz in der Systole . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 9. Ovarium eines mittelgrossen Weibchens in dorsaler Ansicht . . . . $\frac{92}{1}$

Fig. 10. Schnitt durch ein Ovarium an der Theilungsstelle in die beiden Ovarialschenkel. Subl. . . . . $\frac{220}{1}$

Fig. 11. Junges Ei mit den Chromatinballen . . . . $\frac{340}{1}$

Fig. 12. Kern einer Zelle aus dem Keimlager . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 13. Zellkern aus dem Keimlager mit Chromatinknäuel . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 14. Zellkern aus dem Keimlager mit kleinen Chromatinschollen . . . .

Fig. 15. Kern eines jungen Eies . . . . $\frac{750}{1}$

Fig. 16. Kerne junger Eier von den Seitentheilen des Ovariums . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 11–16 nach Sublimatbehandlung.

Fig. 17. Hoden und Samenleiter eines jungen Männchens. Subl. . . . . $\frac{92}{1}$

Fig. 18. Spermatophorensack mit einer Spermatophore. Chromosmium . . . . $\frac{220}{1}$

Fig. 19. Spermatozoen. Subl. . . . . $\frac{510}{1}$

Tafel XI.

Stylocheiron chelifer Chun.

(Fig. 9. *St. mastigophorum.*)

Allgemein giltige Bezeichnungen:

abd. Abduktor der Scheerenhand.
add. Adduktor der Scheerenhand.
a. ceph. aorta cephalica.
a. cer. arteria cerebralis.
a. desc. arteria descendens.
a. hep. arteria hepatica.
a. lat. arteria lateralis.
a. lat. post. arteria lateralis posterior.
a. ophth. arteria ophthalmica.
a. post. aorta posterior.
a. stern. arteria sternalis.
at'. Erste Antenne.
at''. Zweite Antenne.
carp. Carpus.
ch. Chylusmagen.
ce. Gehirn.
cor. Herz.
c. front. Stirnherz.
dact. Daktylus.
en. Endopodit.
ex. Exopodit.
excr. Excretionsorgan (Antennendrüse).
fl. Flagellum.
hep. Leberschläuche.
mcarp. Metacarpus.
md. Mandibel.
mu. md. Mandibularmuskel.
mu. abd. Abdominalmuskeln.
mx. Maxille.
n. at'. Nerv der ersten Antenne.
n. at''. Nerv der zweiten Antenne.
n. o. nervus opticus.
oes. Oesophagus.
ov. Ovarium.
ovd. Ovidukt.
$p^1 \ldots p^8$. Erster bis achter Thorakalfuss.
pa. Palpus.
p. excr. porus excretorius.
ph. Leuchtorgan.
p. v. Kaumagen.
tb. Tibia.

Vergr.

Fig. 1. *Stylocheiron chelifer* Chun. Weibchen aus dem Atlantischen Ocean (lat. 34°, 18 N. long. 15°, 34 W. Gr., offenes Netz in 1000 m Tiefe versenkt) von der linken Seite . . . . $\frac{21}{1}$

Fig. 2. Zweite Antenne mit Schuppe und den drei Schaftgliedern (I, II, III) . . . . ♀ Medit.

Fig. 3. Erste Maxille, ♀ Medit. . . . . $\frac{80}{1}$

Fig. 4. Zweite Maxille, ♀ Medit. . . . . $\frac{80}{1}$

Fig. 5. Scheerenhand des dritten Thorakalfusspaares. . . . . $\frac{85}{1}$

Vergr.

Fig. 6. Erster Pleopod des Männchens. Atl. . . . . $\frac{80}{1}$

Fig. 7. Zweiter Pleopod des Männchens. Atl. . . . . $\frac{80}{1}$

Fig. 8. Schwanzfächer. Atl. . . . . $\frac{25}{1}$

Fig. 9. *Stylocheiron mastigophorum* ♀. Topographie der inneren Organe. Der Zeichnung ist die Skizze nach einem lebend beobachteten Exemplar (27. Februar 1888, Orotava) zu Grunde gelegt. In dieselbe wurden nach combinirten Schnittserien das Nervensystem, Excretionsorgan, Ovarium und mehrere Details eingetragen. Das thorakale Bauchmark ist im Medianschnitt dargestellt; seine Ganglienknoten sind mit 1 . . . . . 10 numerirt . . . . $\frac{60}{1}$

Tafel XII.

Fig. I—II. Nematoscelis mantis Chun.

Allgemein giltige Bezeichnungen:

a. v.	arteria ventralis.	mu.	Muskeln.
ce.	Gehirn.	p. v.	Kaumagen.
dact.	Daktylus.	ph.	Leuchtorgan.
en.	Endopodit.	rfl.	Reflektor des Leuchtorganes.
ex.	Exopodit.	sperm.	Spermatophore.
ga.	Ganglion der ersten Antenne.	str.	Streifenkörper des Leuchtorganes.
g. opt.	ganglion opticum.	test.	Hoden.
mcarp.	Metacarpus.	v. def.	vas deferens.

		Vergr.
Fig. 1.	*Nematoscelis mantis* Chun. Männchen von der linken Seite. Aus 500 m Tiefe (offenes Netz) vor Madeira; September 1887	$\frac{19}{1}$
	In den Samenleitern liegt jederseits eine Spermatophore.	
Fig. 2.	Dasselbe vom Rücken gesehen	$\frac{25}{1}$
Fig. 3.	Hand des zweiten Fusspaares	$\frac{80}{1}$
	Die sieben Stilette sind mit I . . . . VII bezeichnet.	
Fig. 4.	Ansatzstellen der Stilette (um 180° gegen Fig. 3 gedreht)	$\frac{188}{1}$
	Die Stilette sind nach der Ansatzhöhe am Daktylus mit arabischen Ziffern und nach ihrer Länge mit fortlaufenden römischen bezeichnet.	
Fig. 5.	Spitze des zweitgrössten Stilettes	$\frac{410}{1}$
Fig. 6.	Theil des grössten Stilettes	$\frac{410}{1}$
Fig. 7.	Erster Pleopode	$\frac{80}{1}$
Fig. 8.	Innenast des Endopoditen des ersten Pleopoden	$\frac{188}{1}$
Fig. 9.	Zweiter Pleopode von der Innenseite	$\frac{80}{1}$
Fig. 10.	Derselbe von vorn gesehen	$\frac{80}{1}$
Fig. 11.	Auge von *Nematoscelis mantis* (Medit.) zur Demonstration des Gefässverlaufes im Augenganglion und im Leuchtorgane. Chromosmiumsäure. Combination aus einer Schnittserie. Blutsinus und Capillaren sind blau angegeben.	$\frac{95}{1}$

Vergr.

Fig. 12. *Nematoscelis rostrata* G. O. Sars (♂ *Las Palmas* Dec. 1887. 450 m). Längsschnitt durch die Ganglienkette im Bereiche des zweiten (II), dritten (III) und vierten (IV) Abdominalsegmentes mit den in die Ganglienknoten eingelagerten Leuchtorganen. Chromosmiumbehandlung . . . . $\frac{188}{1}$

Das Chitinskelett (ch) hat sich etwas abgehoben.

Fig. 13. Auge einer wahrscheinlich zu *Nematoscelis* gehörigen Larve. Nach dem Leben . $\frac{150}{1}$

Fig. 14. Auge einer Euphausidenlarve. Nach dem Leben . . . . $\frac{150}{1}$

Tafel XIII.

Arachnomysis Leuckartii Chun.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

a. ceph.	arteria cephalica.
a. post.	arteria posterior.
at'	Erste (innere) Antenne.
at''	Zweite (äussere) Antenne.
carp.	Carpus.
ce.	Gehirn.
cor.	Herz.
d. hep.	Ausfuhrgang der hinteren Leberschläuche.
dact.	Daktylus.
ex.	Exopodit.
excr.	Excretionsorgan.
fa.	Sichelfalte des Kaumagens.
fl'	Obere Geissel der inneren Antenne.
fl''	Untere Geissel der inneren Antenne.
g. at.	Antennenganglion.
g. fl.	Ganglion der Geissel.
g. pa.	Ganglion des Mandibulartasters.
ga^2, ga^3	Zweites und drittes Brustganglion.
gen.	Kniesegment (genu).
hep. a.	Vorderer Leberschlauch.
hep. d.	Dorsaler Leberschlauch.
hep. p. i.	Unterer hinterer Leberschlauch.
hep. p. s.	Oberer hinterer Leberschlauch.
int.	Mitteldarm.
lb.	Oberlippe.
mcarp.	Metacarpus (Propodos).
md.	Mandibel.
mu. d.	Dorsaler Muskel des Kaumagens.
mu. lat.	Seitlicher Muskel des Kaumagens.
mu. md.	Mandibularmuskel.
mx'	Erste Maxille.
mx''	Zweite Maxille.
n. at'	Nerv der inneren Antenne.
n. at''	Nerv der äusseren Antenne.
oes.	Oesophagus.
$p^1 \ldots p^7$	Erster bis siebenter Brustfuss.
p. mx.	Kieferfuss.
p. v.	Kaumagen.
pa.	Mandibulartaster.
pen.	Penis.
scut.	Thorakalschild.
sept.	Septen der Leibeshöhle.
sp.	Dornen.
test.	Hoden.
v. def.	vas deferens.

Die Glieder der Segmentanhänge sind mit I, II, III, IV numerirt.

		Vergr.
Fig. 1.	*Arachnomysis Leuckartii.* Erwachsenes Männchen von der linken Seite gesehen	15/1
Fig. 2.	Erwachsenes Männchen von der linken Seite zur Demonstration der inneren Organe	80/1
Fig. 3.	Innere Antenne mit den Spürhaaren von unten gesehen	80/1
Fig. 4.	Letzter (siebenter) Thorakalfuss	50/1
Fig. 5.	Theil des Metacarpus des 7ten Fusses mit den Sinnesborsten	510/1
	a. Ganglion an der Basis der kegelförmigen Borsten.	
	b. Basalabschnitt einer langen geraden Borste.	

Tafel XIV.

Arachnomysis Leuckartii Chun.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

at′	Erste (innere) Antenne.	hep. d.	Dorsaler Leberschlauch.
at″	Zweite (äussere) Antenne.	hep. p. i.	Unterer hinterer Leberschlauch.
carp.	Carpus.	hep. p. s.	Oberer hinterer Leberschlauch.
ce.	Gehirn.	int.	Mitteldarm.
d. hep.	Ausfuhrgang der hinteren Leberschläuche.	lob′....lob⁴	Erste bis vierte Lade der ersten Maxillen.
en.	Endopodit.	mcarp	Metacarpus.
en¹.	Endopodit des ersten Brustfusses.	n. at′	Nerv der inneren Antenne.
ep.	Epipodit.	n. at″	Nerv der äusseren Antenne.
ex.	Exopodit.	n. opt.	Sehnerv.
ex′....ex⁶	Exopodit des ersten bis sechsten Brustfusses.	p′....p⁷	Erster bis siebenter Brustfuss.
fl′	Obere Geissel der inneren Antenne.	p. v.	Kaumagen.
fl″	Untere Geissel der inneren Antenne.	pa.	Mandibulartaster.
g. abd.	Abdominalganglion.	pgn.	Paragnathen.
g. fl.	Ganglion der Geissel.	scut.	Brustschild.
ga²....ga¹⁰	Zweites bis zehntes Brustganglion.	sp.	Dorn.
gen.	Kniesegment (genu).	tb.	Tibia.
		test.	Hoden.

Die Glieder der Segmentanhänge sind mit I, II, III, IV numerirt.

Fig. 1. *Arachnomysis Leuckartii.* Junges Männchen vom Rücken gesehen . . . . [illegible]

Fig. 2. Ventralansicht der Bauchganglienkette mit den Ansatzstellen der Brustfüsse $\frac{60}{1}$

Fig. 3. Schaft der äusseren (zweiten) Artenne des erwachsenen Männchens . circa $\frac{50}{1}$

Fig. 4. Schaft der äusseren (zweiten) Antenne des jugendlichen Männchens . circa $\frac{60}{1}$

Fig. 5. Erste Maxille des jugendlichen Männchens . . . . circa $\frac{100}{1}$

Fig. 6. Zweite Maxille des jugendlichen Männchens . . . . circa $\frac{100}{1}$

Fig. 7. Kieferfuss des jugendlichen Männchens . circa $\frac{100}{1}$

Fig. 8. Kaurand der linken Mandibel des jugendlichen Männchens . . . . . . $\frac{220}{1}$
a. vordere (incisive), b. gezähnte Lamelle, c. hintere (molare) Partie.

Fig. 9. Spitze des ersten Brustfusses (erwachsenes Männchen) . . . . $\frac{92}{1}$

Fig. 10. Erster Pleopod des erwachsenen Männchens . . . . circa $\frac{50}{1}$

Tafel XV.

Brutomysis Vogtii Chun.

			Vergr.
Fig. 1.	*Brutomysis Vogtii*, jüngeres Männchen, von der Dorsalseite gesehen . . .		$\frac{33}{1}$
	$p^1 \dots p^6$ Endopoditen des ersten bis sechsten Brustfusses.		
Fig. 2.	Rechte äussere (zweite) Antenne	circa	$\frac{70}{1}$
	excr. Excretionsorgan.		
	I, II, III, IV Die vier Schaftglieder.		
Fig. 3.	Spitze des Mandibulartasters	circa	$\frac{150}{1}$
Fig. 4.	Distalende des ersten Brustfusses		$\frac{92}{1}$
	dact. Daktylus. mcarp. Metacarpus.		
Fig. 5.	Distalende des zweiten Brustfusses	circa	$\frac{100}{1}$
	Die 3 Glieder des Metacarpus (mcarp,) sind mit 1, 2, 3 numerirt. dact. Daktylus.		
Fig. 6.	Telson	circa	$\frac{70}{1}$

Tafel XVI.

Leuchtorgane der Euphausiden.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

- a. Vom Streifenkörper umschlossene Zellen (im Text p. 201 mit c' bezeichnet).
- a. lat. Lamellenring der Linsenorgane.
- a. v. arteria ventralis.
- b. Bildungszellen der Linse.
- c. Zellkörper.
- c'. Vor der Linse gelegener Zellkörper.
- ch. Chitinwand.
- ek. Ektodermzellen (Matrixzellen des Chitinpanzers).
- f, f'. Faserstränge.
- ga. Ganglienzellhaufen.
- l. Linse.
- lam. Seitenlamellen der Augenorgane.
- mu. Muskeln.
- n. Nerven.
- pg. Rothes Pigment der Linsenorgane.
- pg. ret. Pigmentlage, welche die Augenorgane von der Retina trennt.
- rfl. Reflektor.
- sin. Blutsinus.
- sept. Den Blutsinus durchziehendes Septum.
- str. Streifenkörper.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit dem Prisma nach Sublimatpräparaten (theilweise mit Benutzung von Mikrophotographien) entworfen. Die Blutsinus sind weiss angedeutet.

		Vergr.
Fig. 1.	Querschnitt durch das Leuchtorgan des Stielauges von *Euphausia pellucida* Dana ca.	$\frac{340}{1}$
Fig. 2.	Querschnitt durch den Streifenkörper des Augenorganes von *Euphausia pellucida* ca.	$\frac{340}{1}$
Fig. 3.	Querschnitt durch den Streifenkörper des Augenorganes von *Stylocheiron mastigophorum* Ch. . . . . ca.	$\frac{400}{1}$
Fig. 4.	Querschnitt durch das Leuchtorgan des siebenten Thorakalfusspaares von *Nematoscelis (mantis)*	$\frac{400}{1}$
Fig. 5.	Längsschnitt durch ein abdominales Leuchtorgan von *Nematoscelis (mantis)*	$\frac{400}{1}$
Fig. 6.	Längsschnitt durch das Leuchtorgan des dritten Abdominalsegmentes von *Euphausia gracilis*	$\frac{400}{1}$
Fig. 7.	Querschnitt durch das abdominale Leuchtorgan von *Stylocheiron mastigophorum* Ch	$\frac{400}{1}$

Tafel XVII.

Augen von Euphausia und Nematoscelis.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

a. ophth. Arteria ophthalmica.
ax. Kapuzenförmige Verbreiterungen der Axenfäden.
c. Cornea.
con. Krystallkegel.
ek. Matrix des Chitines.
F. Frontauge.
f. rud. Rudimentäre Facetten.
ga. Ganglienzellen.
$ga^{1 \cdots 4}$ Erstes bis viertes Opticusganglion.
lam. Lamellensystem am Augenwulst.
m. f. Membrana fenestrata.
mu. Augenmuskeln.
n. Leuchtnerv.
nu. c. Kerne der Corneabildungszellen.
nu. cr. Kerne der Krystallzellen.
nu. pg. Kerne der Irispigmentzellen.
nu. r. Kerne der Retinazellen.
nu'. Kerne der Füllzellen.
opt. Opticusfasern.
ph. Leuchtorgan.
rfl. Reflektor des Leuchtorganes.
rh. Rhabdome.
S. Seitenauge.
sin. Blutsinus.
v. Capillargefässe.
v'. Querschnitte der Capillargefässe.
w. Augenwulst.
x. Knospungszone des Frontauges.
x'. Knospungszone des Seitenauges.

Vergr.

Fig. 1. Seitlicher Längsschnitt durch das Auge von *Euphausia pellucida* Dana, welcher das Leuchtorgan in seiner ganzen Länge getroffen hat . . . . ca. $\frac{90}{1}$
Mit Benutzung einer mikrophotographischen Aufnahme gezeichnet. Sublimatbehandlung.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch das Auge von *Euphausia pellucida* . . . . ca. $\frac{140}{1}$
med. Medialer Rand des Auges.
Mit Benutzung einer mikrophotographischen Aufnahme gezeichnet. Sublimatbehandlung.

Fig. 3. Krystallkegel und überliegende Zellen aus einem Horizontalschnitt. *Euphausia pellucida*. Subl. . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 4. Rhabdome von *Euphausia pellucida*. Subl. $\frac{750}{1}$
a mit angeschwollenem Köpfchen (Glycerinpräparat).
b mit verschmälertem Köpfchen (Canadabalsam).

Fig. 5. Hauptlängsschnitt durch das Auge von *Nematoscelis rostrata* G. O. Sars . . . $\frac{180}{1}$
Chromosmiumbehandlung.

Fig. 6. Corneafacetten und Krystallkegel aus dem Frontauge von *Nematoscelis mantis*. Längsschnitt. Chromosmiumbehandlung . . . . $\frac{510}{1}$
y Durch Abheben von den unteren Lamellen entstandener freier Raum.

Fig. 7. Rhabdome des Seitenauges von *Nematoscelis (Sarsi)* . . . . $\frac{750}{1}$

Tafel XVIII.

Auge von Nematoscelis mantis.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

ax. Achsenfäden.
c. Cornea.
con. Krystallkegel.
F. Frontauge.
f. rud. Rudimentäre Facetten des Frontauges.
ga. Ganglienzellpolster.
ga^1. Distales Opticusganglion.
lam. Lamellen des Leuchtorgans.
m. f. membrana fenestrata.
n'. Fasern (Nerven?) im Leuchtorgane.
nu. c. Kerne der Corneazellen.
nu. cr. Kerne der Krystallzellen.
nu. pg. Kerne der Irispigmentzellen.
nu. r. Kerne der Retinazellen.
nu'. Kerne der Füllzellen.
opt. Opticusfasern.
ph. Leuchtorgan.
rh. Rhabdome.
S. Seitenauge.
v. Capillargefässe.
v'. Querschnitte der Capillargefässe.
w. Augenwulst.

Vergr.

Fig. 1. Seitlicher Längsschnitt durch das Auge von *Nematoscelis mantis* Ch. . . . . . . $\frac{140}{1}$
Chromosmiumbehandlung. Das Seitenauge ist nur in geringer Ausdehnung getroffen.

Fig. 2. Seitlicher Längsschnitt durch dasselbe Auge, welcher das Seitenauge in seiner ganzen Ausdehnung getroffen hat . . . . $\frac{140}{1}$
Chromosmiumbehandlung.

Tafel XIX.

Auge von Stylocheiron mastigophorum Chun.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

ax. Achsenfäden.
c. Cornea.
$c^{I} \ldots {}^{I}$. Die verschiedenen Schichten der Cornea.
con. Krystallkegel.
cr. Krystallzellen.
ck. Matrix des Chitines.
F. Frontauge.
f. rud. Rudimentäre Facetten.
ga. Ganglienzellen.
ga'. Distales Opticusganglion.
hyp. Hypodermiszellen (Corneabildungszellen).
lam. Lamellen des Leuchtorganes.
m. f. membrana fenestrata.
mu. Augenmuskeln.
nu. c. Kerne der Corneabildungszellen (Sichelkerne).
nu. cr. Kerne der Krystallzellen.
nu. pg. Kerne der Irispigmentzellen.
nu. r. Kerne der Retinazellen.
nu. r. rud. Kerne der Retinazellen in den rudimentären Facettengliedern.
nu'. Kerne der Füllzellen.
opt. Opticusfasern.
pg. Pigment.
pg'. Pigmentfreie distale Partie der Irispigmentzellen.
pg. ir. Irispigment.
ret. Retinula.
rfl. Reflektor des Leuchtorganes.
rh. Rhabdome.
S. Seitenauge.
sept. Lamellöses Septum.
sin. Blutsinus.
str. Streifenkörper des Leuchtorganes.
tap. Tapetum.
v. Capillargefässe.
v'. Querschnitte der Capillargefässe.
w. Augenwulst.
x. Knospungszone des Frontauges.
x'. Knospungszone des Seitenauges.

Alle Präparate sind mit Chromosmiumsäure behandelt und mit alkoholischem Carmin gefärbt; nur Fig. 5 und 6 sind mit Sublimat behandelt.

Vergr.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Auge von *Stylocheiron mastigophorum* . . . . $\frac{180}{1}$
Med. Medialer (innerer) Augenrand.
x . . . . y. Richtung des in Fig. 9 abgebildeten Querschnittes.
Chromosmiumbehandlung.

Fig. 2. Hauptlängsschnitt durch ein grosses Auge . . . . $\frac{180}{1}$
Manche Details sind nach unmittelbar vorausgehenden und nachfolgenden Schnitten eingetragen.

Vergr.

Fig. 3. Corneafacetten des Frontauges in der Aufsicht . . . . $\frac{500}{1}$

Die linke Facette ist ganz von oben gesehen und zeigt die Corneabildungszellen (hyp.) mit den unterliegenden Füllzellen (nu'.); die mittleren und rechten Facetten sind in der Höhe der Sichelkerne der Corneabildungszellen (nu. c.) quergeschnitten.

Fig. 4. Corneafacetten mit den unterliegenden Zellen des Frontauges im Horizontalschnitt $\frac{500}{1}$

Auf der rechten Facette ist eine der über den Krystallzellen liegenden Füllzellen mit ihrem Kerne (nu'.) gezeichnet; auch ist hier ein Sichelkern (nu. c.) im Querschnitt getroffen.

Fig. 5. Corneafacetten des Frontauges im Längsschnitt . . . . $\frac{500}{1}$

f. Angeschnittene Theile der benachbarten Cornea.

Fig. 6. Querschnitt durch die Facettenglieder des Frontauges dicht unterhalb der Sichelkerne $\frac{500}{1}$

Fig. 7. Querschnitt durch die mittleren Facettenglieder des Frontauges in der Höhe des Irispigmentes . . . . $\frac{500}{1}$

Fig. 8. Querschnitt durch einen Krystallkegel des Frontauges in der Höhe der Retinulakerne $\frac{500}{1}$

Fig. 9—11 a nach mikrophotographischen Aufnahmen gezeichnet.

Fig. 9. Querschnitt durch das Frontauge dicht unterhalb der Krystallkegel. An den seitlichen Facettengliedern sind die Retinulakerne und einige Lücken, in denen die seitlichen Kegel steckten, getroffen . . . . circa $\frac{200}{1}$

Fig. 10. Horizontalschnitt durch die Rhabdom-Region des Seitenauges . . . . circa $\frac{300}{1}$

Fig. 11. Querschnitt durch das Rhabdomfeld des Frontauges . . . . circa $\frac{200}{1}$

Fig. 11 a. Theil (Querschnitt) eines Rhabdomfeldes des Frontauges mit quergeschnittenen und zum Theil gespaltenen Rhabdomen . . . . circa $\frac{300}{1}$

Die oberen, weiter auseinanderstehenden Rhabdome gehören den funktionirenden Facettengliedern an; in ihrem Umkreise sind die Querschnitte der Opticusfasern kenntlich.

Fig. 12. Horizontalschnitt aus dem Seitenauge . . . . $\frac{750}{1}$

inf. Trichterförmige Verbreiterung des Achsenfadens.

Fig. 13. Querschnitt durch das Seitenauge in der Höhe der Irispigmentzellen . . . . . $\frac{500}{1}$

Tafel XX.

Augen von Brutomysis, Arachnomysis und Sergestes.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

c. Cornea.
c. v. Glaskörperflüssigkeit.
con. Krystallkegel.
cr. Krystallzellen.
ek. Matrix des Chitines.
F. Frontauge.
f. rud. Rudimentäre Facetten.
ga. Ganglienzellen.
ga$^{1\cdots4}$ Die vier Augenganglien.
hyp. Corneabildungszellen (Hypodermiszellen).
m. f. Membrana fenestrata.
n. opt. Sehnerv.
nu. c. Kerne der Corneabildungszellen (Sichelkerne).
nu. cr. Kerne der Krystallzellen.
nu. pg. Kerne der Irispigmentzellen.
nu. r. Kerne der Retinazellen.
nu. r. rud. Kerne der Retinazellen in den rudimentären Facetten.
nu'. Kerne der Füllzellen.
opt. Opticusfasern.
pg. Pigment.
rh. Rhabdome.
S. Seitenauge.
sept. Septen im Blutsinus.
sin. Blutsinus.
sp. Dorne an den rudimentären Facetten.
v. Blutgefäss.
x'. Knospungszone des Seitenauges.
y. Kerne von Blutkörperchen (?).

Vergr.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Auge von *Brutomysis Vogtii* Ch. . . . . $\frac{148}{1}$
Sublimatbehandlung.

Fig. 2. Längsschnitt durch das Auge eines jüngeren Männchens von *Arachnomysis Leuckartii* Ch. $\frac{220}{1}$
Sublimatbehandlung.

Fig. 3. Längsschnitt durch das Auge von *Sergestes armatus* Kroy. . . . . circa $\frac{130}{1}$
Mit Benutzung einer mikrophotographischen Aufnahme gezeichnet. Chromosmiumbehandlung.

Fig. 4—7. Facettenglieder von *Sergestes armatus* Kroy.
Chromosmiumbehandlung.

Fig. 4. Querschnitt des Facettengliedes in der Höhe der Sichelkerne . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 5. Distalabschnitt des Facettengliedes von der Seite gesehen . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 6. Querschnitt der Facettenglieder in der Höhe der Krystallkerne . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 7. Querschnitt der Facettenglieder in der Mitte der Krystallkegel . . . . $\frac{510}{1}$

Fig. 8. Längsschnitt durch den Augenstiel eines jüngeren Exemplares von *Sergestes (Sergia) magnificus* Ch. . . . . circa $\frac{130}{1}$
d. Dorsalfläche. v. Ventralfläche.
Mit Benutzung einer mikrophotographischen Aufnahme gezeichnet.





Phronima sedentaria, Forsk. ♂





Stylocheiron mastigophorum Chun





Stylocheiron chelifer Chun

Nematoscelis mantis Chun



Arachnomysis Leuckartii Chun





Brutomysis Vogtii Chun.


rfl
str.
a.lat
sept.
rfl.
ck.

ph.

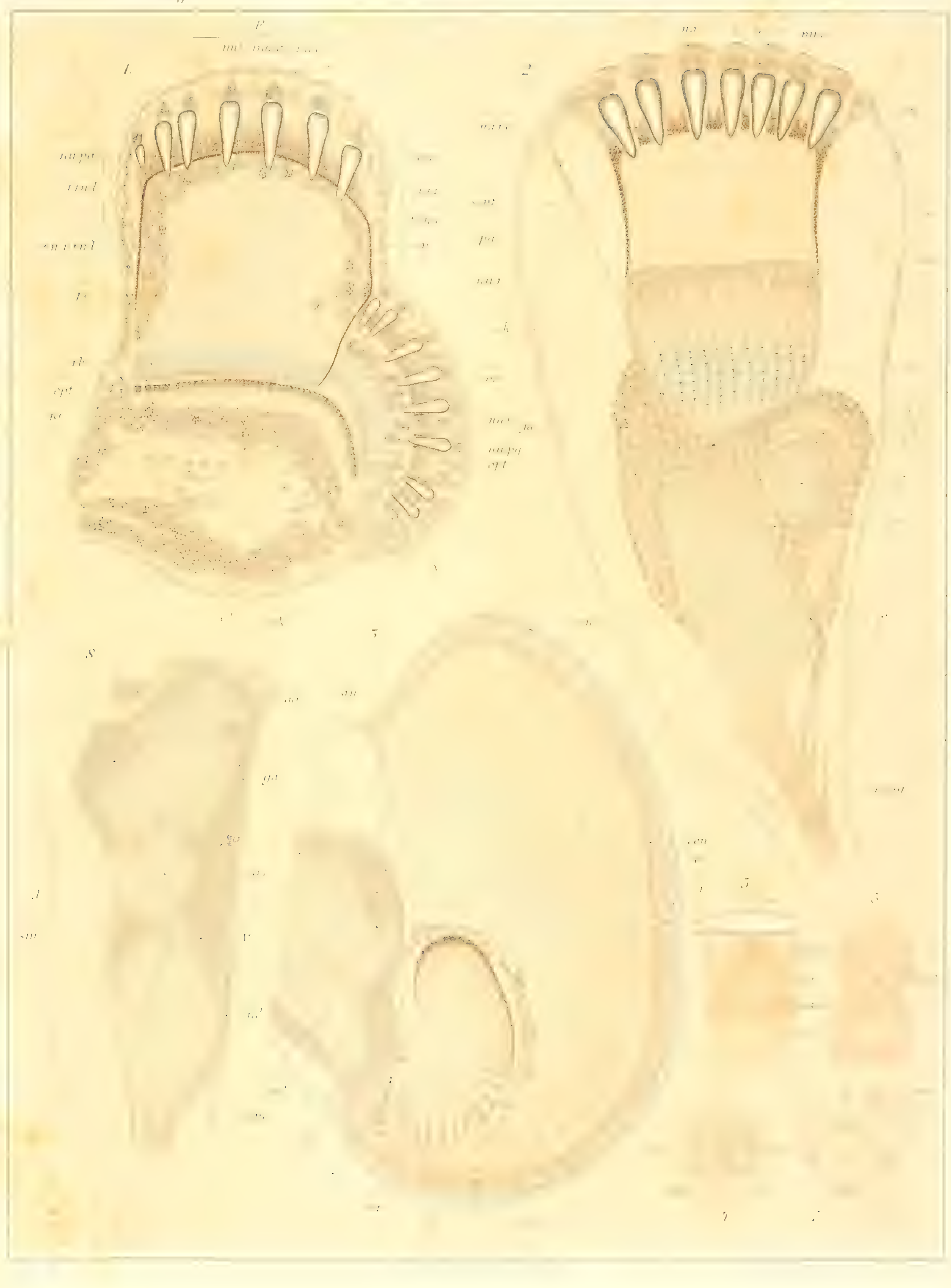
ph.

2.

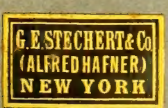


Stylocheiron mastigophorum Chun

Auge.




MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01250


G.E.STECHERT&Co.
(ALFRED HAFNER)
NEW YORK

